Studium Integrale Journal

Charles Lyell

Buntbarsche: Explosive Artbildung

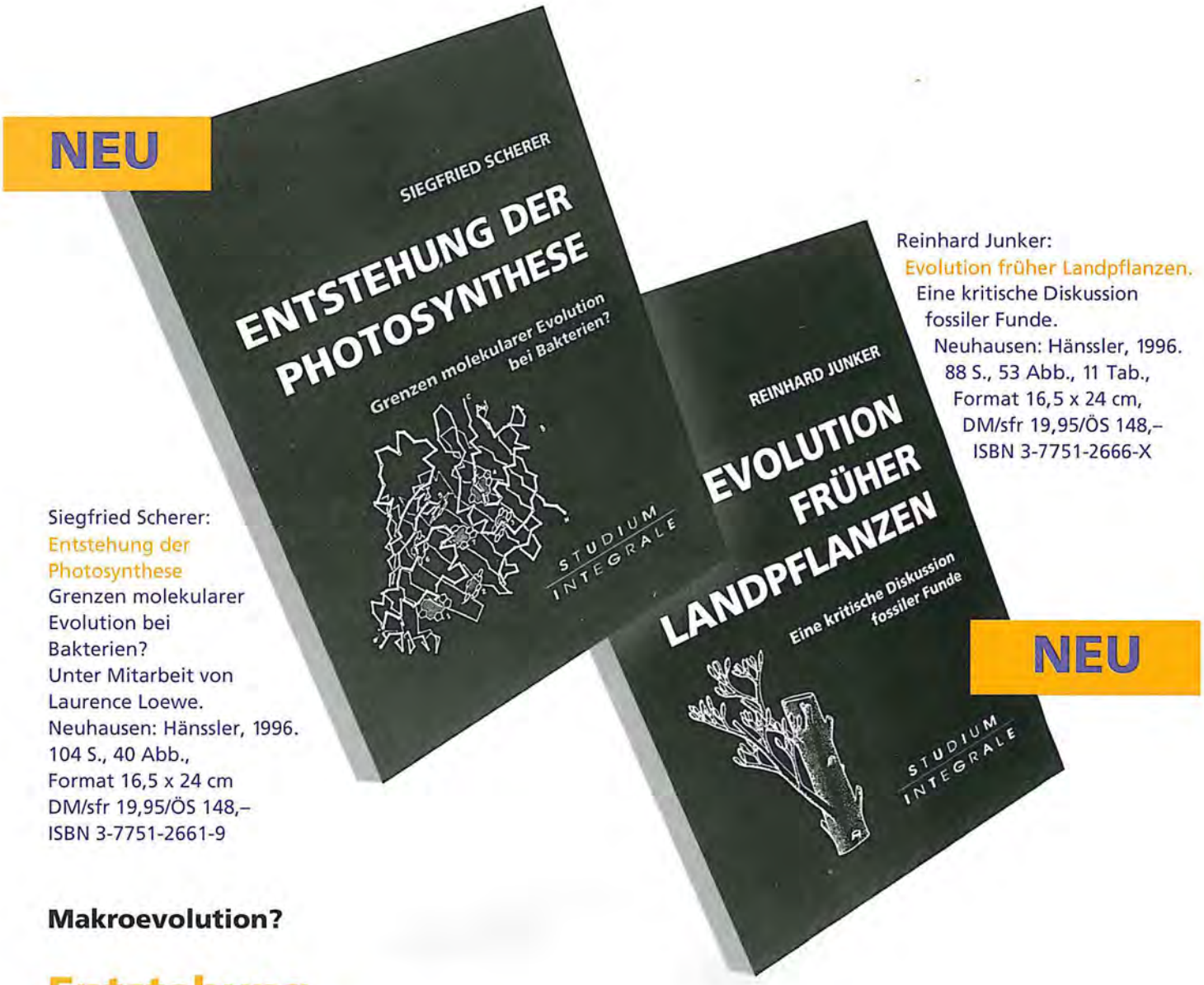
Ist das Wirbeltierauge suboptimal?

Schnelle Anpassung bei Leguanen

Holzspeere der Frühmenschen

Universum ohne Urknall?

4. Jg., Heft 2 Oktober 1997



Siegfried Scherer:
Entstehung der Photosynthese
Grenzen molekularer Evolution bei Bakterien?
Unter Mitarbeit von Laurence Loewe.
Neuhausen: Hänssler, 1996.
104 S., 40 Abb.,
Format 16,5 x 24 cm
DM/sfr 19,95/ÖS 148,–
ISBN 3-7751-2661-9

Reinhard Junker:
Evolution früher Landpflanzen.
Eine kritische Diskussion fossiler Funde.
Neuhausen: Hänssler, 1996.
88 S., 53 Abb., 11 Tab.,
Format 16,5 x 24 cm,
DM/sfr 19,95/ÖS 148,–
ISBN 3-7751-2666-X

Makroevolution?

Entstehung der Photosynthese

Der Stoffwechsel von Bakterien, Pflanzen und Tieren ist durch ein unvorstellbar komplexes, raum-zeitlich ineinandergreifendes Zusammenspiel einer unbekannten Zahl von biochemischen Reaktionen und makromolekularen Strukturen gekennzeichnet. Bis heute ist aber unklar, wie Organismen durch ein Wechselspiel mikroevolutiver Vorgänge entstehen könnten. Dies liegt vielleicht daran, daß zu wenig Wissen über den Aufbau und die Morphogenese von ein- und mehrzelligen Lebewesen vorliegt. Die Reichweite mikroevolutiver Evolutionsfaktoren kann nämlich nur an Strukturen abgeschätzt werden, deren molekulare Details hinreichend gut bekannt sind.

Der photosynthetische Elektronentransport sauerstofferzeugender Cyanobakterien und Algen ist bis in molekulare Details hinein analysiert worden. An diesem Beispiel zeigt der Autor, daß die gegenwärtig diskutierten Evolutionsfaktoren die Entstehung neuartiger Stoffwechselwege bisher nicht erklären konnten.

Zwischenformen bei fossilen Pflanzen?

Evolution früher Landpflanzen

Die Fossilüberlieferung der ältesten Landpflanzen gilt allgemein als gute Stütze der Evolutionslehre. Der Autor zeigt, daß – im Detail betrachtet – eine Rekonstruktion evolutionärer Abfolgen jedoch kaum möglich ist. Die Formengruppen sind weniger stammbaumartig, sondern vielmehr netzartig miteinander verbunden, was im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen kaum zu erwarten ist.

Eine bemerkenswerte Fallstudie zur Aussagekraft der Evolutionslehre und zur Zwischenformen-Problematik im Bereich der Paläontologie.

Erhältlich im Buchhandel oder bei
SG Wort & Wissen • Rosenbergweg 29 • 72270 Baiersbronn
Telefon (0 74 42) 8 10 06 • Fax 8 10 08

IMPRESSUM

Herausgeber:
Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D–72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08

Redaktion:
Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Thomas Fritzsche, Göttingen
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn

Korrespondenzadresse:
Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D–72270 Baiersbronn

Graphik/Design:
Regine Tholen AGD, Wetzlar

Druck und Bindung:
Jaspis Druck Augsburg

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen:
Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich. Jahresbezugspreis DM 29,50; für Studenten DM 19,50; Preise **inkl.** Versandkosten und MwSt. Auslandspreise auf Anfrage. Einzelhefte: DM 17,– (inkl. Versandkosten). **Bestellungen** richten Sie an den Herausgeber. Das Abonnement kann mit einer Frist von drei Monaten zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muß schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

Titelbild: Charles Lyell (1797-1875) gilt als einer der Begründer der modernen Geologie. (Archiv für Kunst und Geschichte Berlin)

ISSN 0948-6135

STUDIUM INTEGRALE journal

4. Jahrgang/Heft 2 – Oktober 1997

INHALT

J. Fehrer — Explosive Artbildung bei Buntbarschen in ostafrikanischen Seen — 51

F. Egli-Arm — Kann die Reflexionsseismik eine Austrocknungsperiode belegen? Wie sicher sind die zeitlichen Bestimmungen des Trockenfallens der ostafrikanischen Seen? — 55

L. Loewe & S. Scherer — Mutter Eva in Bewegung — 58

Th. Fritzsche — Charles Lyell (1797-1875) und die Uniformität der Natur — 65

Kurzbeiträge

G. Ayoub — Ist das Wirbeltierauge suboptimal? — 77

K. Neuhaus — Ist das Tintenfischauge „besser" als das Wirbeltierauge? — 79

K. Neuhaus — Schnelle Anpassung von Leguanen (*Anolis*) an neue Lebensräume — 81

A. Weller — Vögel – keine „verkappten" Schuppentiere. Über die Herkunft der Federn — 83

H. Binder — Fossile DNA vor dem Aus? — 85

M. Brandt — Altpaläolithische Holzspeere bestätigen hohe Fertigkeiten von *Homo erectus* — 86

N. Pailer — Planetare Vagabunden – Risiko für die Erde? — 87

Streiflichter

Große genetische Vielfalt in Gazellenpopulationen — 90

Ist das Meerschweinchen kein Nagetier?
Kreuzungen zwischen Echinodermen (Stachelhäutern) und Mollusken (Weichtieren) — 91

Evolutive oder adaptive Radiation? — 92

Zweifel an einem berühmten Experiment
Hochspezialisierte Säuger am Beginn der vermuteten Säugetierevolution — 93

Stammen die Vögel von befiederten Sauriern ab?
Herodianische Inschrift auf Massada
Wer waren die „Habiru" ? — 94

Rezension

A. Krabbe — Universum ohne Urknall (H. Fahr) — 94

EDITORIAL

Zeigen Strukturen, Organe oder Entwicklungsabläufe bei Lebewesen Spuren ihrer mutmaßlichen evolutionären Vergangenheit? Wie können solche Spuren erkannt werden? – An ihrer Suboptimalität, argumentieren manche Evolutionstheoretiker, d. h. an Unzulänglichkeiten der Konstruktionen, die nur als Kompromisse ihrer evolutionären Vorgeschichte verstehbar seien. Schon Charles DARWIN gebrauchte in der *Entstehung der Arten* dieses Argument in Bezug auf rudimentäre Organe: „Dieselbe Urteilskraft, die uns die meisten Teile und Organe als gewissen Zwecken vortrefflich angepaßt erkennen läßt, sagt uns nun ebenso überzeugend, daß rudimentäre oder atrophierte Organe unvollkommen und zwecklos sind." Doch wie werden unvollkommene, funktionslose oder nicht optimale Organe erkannt? Kann eine behauptete oder vermutete Suboptimalität empirisch nachgewiesen werden? Ist der forschende Mensch in der Lage, bessere Strukturen zu bauen als die in Lebewesen verwirklichten, um auf diese Weise den definitiven Nachweis der Suboptimalität zu erbringen?

Am Beispiel des in diesem Zusammenhang häufig erwähnten Aufbaus des Wirbeltierauges geht George AYOUB dem Argument der Suboptimalität nach. Klaus NEUHAUS greift dessen Beitrag auf, um durch einen Vergleich zwischen dem Wirbeltierauge und dem in vielerlei Hinsicht ähnlich gebauten, aber auch charakteristisch verschieden konstruierten Tintenfischauge einer Antwort in dieser Frage näherzukommen. Letztlich kann aus diesen Beiträgen gefolgert werden, daß Suboptimalität (genauso wie Funktionslosigkeit) nicht *an sich* durch Untersuchung der betreffenden Organe sicher ermittelt werden kann, sondern im Rahmen einer vorgeschalteten Theorie vermutet wird.

Daß Vorgaben von theoretischen oder philosophischen Vorstellungen in der Wissenschaft eine große Rolle spielen, wird auch bei der Betrachtung des Wirkens des bedeutenden Geologen Charles LYELL (1797-1875) deutlich. Anläßlich dessen 200. Geburtsjahres zeichnet Thomas FRITZSCHE die Grundzüge seines Denkens und wissenschaftlichen Arbeitens nach. Es wird deutlich, daß und inwiefern LYELLS Auswertung von Geländebefunden in der Geologie von ausgeprägten philosophischen Konzepten geleitet war. LYELLS Konzeption von der Uniformität der Erdgeschichte hatte enorme Auswirkungen auf ganze Generationen von Geowissenschaftlern; erst in den letzten Jahrzehnten hat hier ein Umdenken eingesetzt, in dessen Gefolge auch eine neue Bewertung von LYELLS Lebenswerk erfolgt.

Ein Umdenken könnte sich auch im Bereich der Biologie in der Frage nach der Geschwindigkeit mikroevolutiver Prozesse abzeichnen. Die Untersuchungen häufen sich, wonach Artbildungs- und Selektionsprozesse viel schneller ablaufen können als nach klassischer neodarwinistischer Vorstellung lange Zeit vermutet worden war. In Studium Integrale *journal* wurde darüber in den letzten Ausgaben mehrfach berichtet. Judith FEHRER erläutert Untersuchungen an den inzwischen berühmt gewordenen Buntbarschen der ostafrikanischen Seen, die auf zahlreiche Artaufspaltungen innerhalb der letzten 200 Jahre hinweisen. Klaus NEUHAUS schildert ein weiteres Beispiel von schneller Anpassung in seinem Beitrag über Variation der Länge der Hinterbeine von Leguanen in Abhängigkeit vom besiedelten Lebensraum.

Inzwischen mehren sich auch Hinweise auf unerwartet hohe Mutationsraten. Laurence LOEWE und Siegfried SCHERER geben dazu einen Überblick. Die Befunde könnten insbesondere wichtige Hinweise zur Geschichte der Menschheit liefern. Schon vor zehn Jahren schlugen CANN und Mitarbeiter die seither kontrovers diskutierte Mutter-Eva-Hypothese vor, wonach die Menschheit in der Vergangenheit durch einen sehr engen Flaschenhals gegangen sein könnte. Deuten die in jüngster Zeit ermittelten Daten nun auf ein extrem junges Datum für dieses Flaschenhalsereignis hin? Für Diskussionsstoff ist gesorgt – man kann auf die weitere Entwicklung gespannt sein.

Auch andere gewohnte Bilder von der Geschichte der Menschheit wandeln sich, so die Vorstellung vom primitiven Frühmenschen. Am Rande des Harzes wurden vor zwei Jahren sensationelle Funde von Holzspeeren gemacht, die *Homo erectus* zugeschrieben werden. Die Speere waren so gut gearbeitet, daß der Schluß gezogen werden muß, der Frühmensch habe dem heutigen Menschen vergleichbare kognitive Fähigkeiten besessen. Michael BRANDT stellt in seinem Beitrag über diese Funde fest, daß die Zeit reif ist für eine Korrektur des gängigen Bildes vom Frühmenschen.

Ihre Redaktion Studium Integrale *journal*

Explosive Artbildung bei Buntbarschen der ostafrikanischen Seen

Judith Fehrer, Gutenbergstr. 27, 02826 Görlitz

Zusammenfassung: **Buntbarsche der ostafrikanischen Seen sind seit langem bekannt für ihre besonders rasche Artaufspaltung. Da die meisten Endemiten sind, d.h. nur in dem jeweiligen See vorkommen, muß ihr Alter geringer sein als das der Entstehung des Sees bzw. ihre Entstehung kann nicht länger zurückliegen als die letzte Austrocknungsphase. Seismische Untersuchungen des Seegrundes konnten beim Viktoriasee nachweisen, daß die letzte Austrocknung erst vor ca. 12.000 Jahren stattfand, woraus sich ergibt, daß über 300 Buntbarscharten, die für ihre erstaunliche ökologische und morphologische Diversität bekannt sind, sich erst im Laufe dieser Zeit entwickelt haben konnten. Ein noch extremeres Evolutionstempo konnte für Barscharten des Malawisees festgestellt werden, wo innerhalb der letzten 200 Jahre eine ganze Anzahl von Arten entstanden ist, so daß viele kleine, neuentstandene Felshabitate ihre eigene Fischfauna beherbergen. Solche Geschwindigkeiten für die Bildung neuer Arten sind nach gängigen Konzepten unerwartet und stellen eine Herausforderung dar, nach möglichen Erklärungen für diese rasche Radiation zu suchen.**

Vielfalt der Buntbarsche

Buntbarsche (Familie Cichlidae) stellen mit mehr als 1000 Arten in etwa 150 Gattungen vermutlich das artenreichste und diverseste Spektrum der Wirbeltierradiation dar (MEYER et al. 1996). Ihre Hauptverbreitungsgebiete sind Afrika und Südamerika. Die meisten dieser Süßwasserfische sind zwischen 10 und 30 cm lang, die Extreme reichen von Daumennagelgröße bis über 70 cm. Die morphologischen Unterschiede und insbesondere die ökologischen Spezialisierungen dieser Fische sind von beeindruckender Vielfalt (Abb. 1). Ihre Anpassungsfähigkeit an die unterschiedlichsten Lebensräume läßt sich an einigen Beispielen verdeutlichen: Obwohl es sich um Süßwasserfische handelt, sind sie in der Lage, auch größere Salzkonzentrationen im Wasser zu tolerieren, wenn zum Beispiel Seen in tropischen Trockengebieten nahezu austrocknen. Ebenso sind sie in der Lage, in extrem humusreichem und daher saurem Wasser wie den sogenannten Schwarzwasserflüssen Südamerikas oder in besonders nährstoffarmem Wasser mit sehr geringem osmotischem Druck zu überleben. Mindestens ebenso vielfältig ist die Ernährungsweise, die von Krabbenknackern bis zu Algenfressern reicht und die sich in einer Vielzahl von Spezialisierungen des Gebisses und der Lippenform widerspiegelt. Die Farbenpracht und das interessante Brutverhalten der Cichliden haben sie sowohl für Aquarianer als auch für Verhaltensforscher zu bevorzugten Studienobjekten gemacht. Ihre komplexe Fortpflanzungsbiologie ist von einer sehr weitreichenden Fürsorge für den Nachwuchs bis zum Extrem des Maulbrütens bei vielen Arten gekennzeichnet.

Die Buntbarsche der großen ostafrikanischen Seen (Tanganjika-, Viktoria- und Malawisee, Abb. 2) waren seit Jahrzehnten Beispiele für die explosive Bildung neuer Arten – explosiv im Sinne geologischer und evolutionärer Zeitskalen. Der Grund: Die Seen beherbergen jeweils hunderte von Arten dieser Fische, die größtenteils endemisch sind, d.h. ausschließlich in dem jeweiligen See vorkommen. Lange Zeit stellte sich die Frage, ob Spezialisierungen auf eine bestimmte Lebens- oder Ernährungsweise mehrfach unabhängig voneinander entstan-

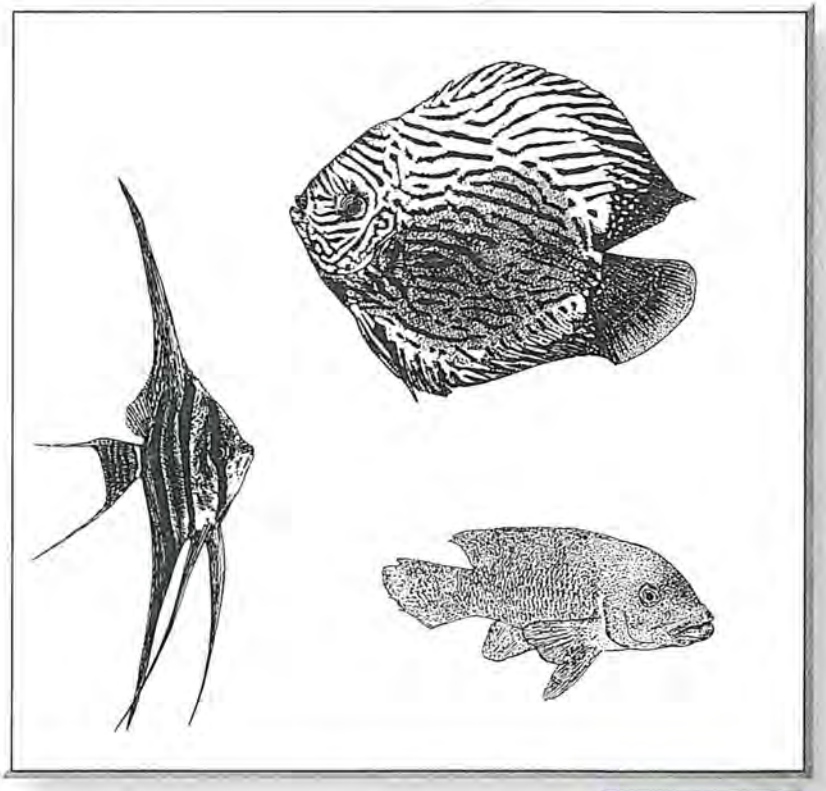


Abb. 1: Beispiele für die Vielgestaltigkeit der Buntbarsche in ostafrikanischen Seen. Von oben: Symphysodon aequifasciata haraldi, Pterophyllum altum *und* Lamprologus *spec. nov.*

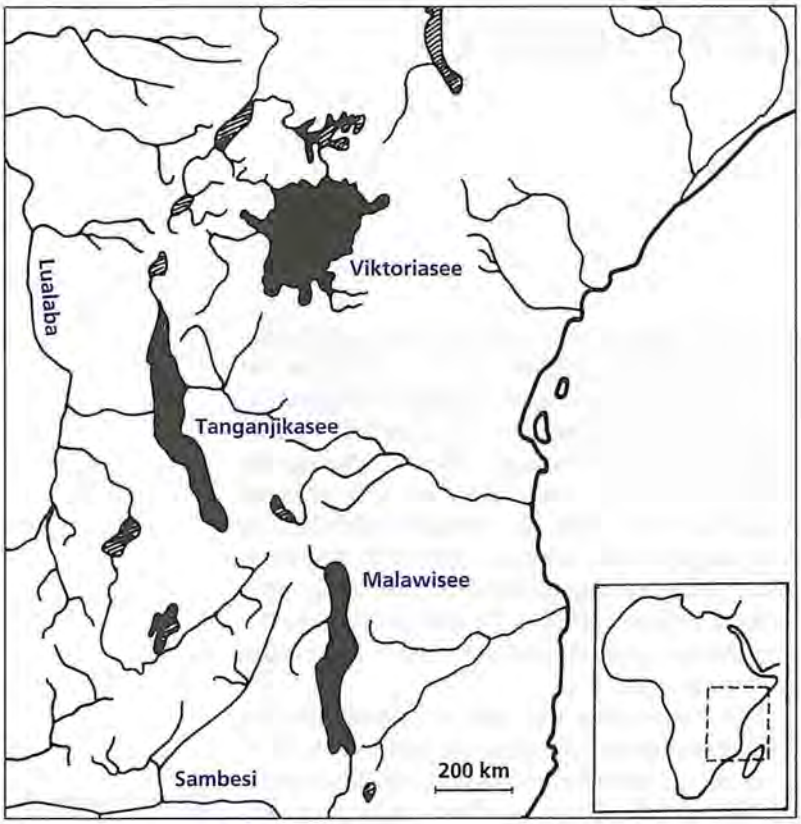


Abb. 2: Die großen ostafrikanischen Seen

den sind, oder ob Arten aus verschiedenen Seen mit gleichen ökologischen Spezialisierungen näher untereinander verwandt sind als mit morphologisch unterschiedlicheren Arten des selben Sees.

Die großen ostafrikanischen Seen

Der Tanganjikasee ist mit 1470 m der tiefste ostafrikanische See. Die in ihm lebenden Buntbarscharten zeigen die größte Vielfalt in Anatomie, Morphologie und Verhalten. Obwohl über 97% der etwa 200 Arten (in 49 Gattungen) nur in diesem See vorkommen, leben einzelne Arten aus vier der zwölf Triben auch in den Flußsystemen Afrikas. Die Arten dieses Sees werden als die ältesten angesehen. Dafür sprechen geologische Gründe, die große Diversität der Arten, ihre mutmaßliche Verbindung zu einigen Flußspezies und in neuerer Zeit auch ihre im Vergleich zu anderen afrikanischen Cichliden wesentlich größere genetische Divergenz. Beispielsweise sind die Gene einer Gattung von Tanganjikaseebarschen um ein Vielfaches divergenter als die der gesamten Artenschwärme von Viktoria- und Malawisee (s.u.), die zusammen eine Artenzahl von etwa 800 Spezies ausmachen. Phylogenetische Analysen zeigen, daß die ältesten Linien der Cichliden im Tanganjikasee leben, und daß eine rasante Radiation in der Frühphase der Besiedlung des Sees stattgefunden haben muß (STURMBAUER et al. 1994). Es wird angenommen, daß der Wasserspiegel des Sees vor 200.000 – 75.000 Jahren um etwa 600 m tiefer lag als heute, und zwar für einen Zeitraum von einigen zehntausend Jahren. Dadurch entstanden drei tiefe, voneinander getrennte Becken, die zu einer zeitweiligen Isolation der Populationen führten. Der einzige nachweisbare Effekt dieser Trennung scheint jedoch nur eine Aufspaltung mehrerer Arten in jeweils eine nördliche und eine südliche Rasse zu sein.

Der größte unter den ostafrikanischen Seen ist der Viktoriasee. Seine Fläche entspricht etwa der Größe Irlands, und sein geologisches Alter wird auf weniger als eine Million Jahre geschätzt. In ihm kommen allein über 300 meist endemische Buntbarscharten in etwa acht Gattungen vor, die meisten unter ihnen gehören zu einer einzigen Gattung. Vor einigen Jahren konnte mit Hilfe molekularbiologischer Methoden gezeigt werden, daß alle Arten des Viktoriasees eine monophyletische Gruppe bilden, d.h. von einer einzigen Stammpopulation abstammen (MEYER et al. 1990). Das bedeutet, daß sämtliche Arten des Sees sich ungeachtet ihrer Diversität in diesem See entwickelt haben müssen und ihre Divergenz natürlich nicht älter sein kann als das geschätzte Alter des Sees, also auf jeden Fall geringer als eine Million Jahre. Unter der Annahme einer bestimmten (spekulativen) durchschnittlichen Divergenzrate der Gensequenzen wurde der Ursprung der Viktoriasee-Barsche noch vor kurzem auf 200.000 Jahre datiert. Diese Zahlen sind inzwischen zu revidieren.

Geschwindigkeit der Artbildung

Bisher war man davon ausgegangen, daß der Viktoriasee, dessen Wasserspiegel wie der anderer ostafrikanischer Seen in der Vergangenheit starken Schwankungen unterlag, während der letzten Eiszeit einen sehr niedrigen Wasserstand erreichte. Man rechnete damit, daß die Fische in mehreren abgegrenzten Lachen überleben und sich getrennt voneinander entwickeln konnten. Die sich daraus ergebende Isolation könnte dann ein wichtiger Motor für die Artbildung gewesen sein. Neueste geologische Ergebnisse (JOHNSON et al. 1996) zeigen jedoch, daß der Viktoriasee, dessen maximale Wassertiefe heute nur 69 m beträgt, damals mit großer Wahrscheinlichkeit komplett austrocknete (vgl. nachfolgenden Beitrag von F. EGLI-ARM). Das bedeutet, daß die enorme Artenvielfalt der Buntbarsche in diesem See sich wesentlich schneller entwickelt haben muß als bisher angenommen, nämlich in einem zeitlichen Rahmen von nur etwa 12.000 Jahren. Dazu paßt, daß die genetische Divergenz der Viktoriaseearten nur sehr gering ist. Ver-

gleiche der entsprechenden (mitochondrialen) Gene beim Menschen zeigen, daß innerhalb der menschlichen Art größere Unterschiede zu finden sind als zwischen den über 300 verschiedenen Barscharten (MEYER et al. 1990). Man kann davon ausgehen, daß es sich bei den untersuchten Fischen tatsächlich um verschiedene Arten handelt und nicht etwa nur um Morphen oder Farbvariationen innerhalb einer Art, da jede mindestens eine ihr eigene Variante des verglichenen Genabschnitts beherbergt. Auch Verhaltensstudien belegen, daß es sich tatsächlich um biologische Arten handelt, die unter natürlichen Bedingungen reproduktiv voneinander isoliert sind. Somit stellen die Buntbarsche des Viktoriasees ein Beispiel für ein bemerkenswertes Tempo morphologischer Diversifikation ohne gleichzeitige Beschleunigung der molekularen Evolution dar.

Zahlreiche neue Arten in 200 Jahren

Offenbar ist aber mit der Radiation des Viktoriaseeschwarms noch keineswegs das Maximaltempo der Entstehung neuer Buntbarscharten erreicht. Bei einer umfangreichen Untersuchung des Malawisees durch eine interdisziplinäre Forschergruppe vor einigen Jahren kamen überraschende Ergebnisse zutage (OWEN et al. 1990).

Die Buntbarsch-Fauna dieses Sees umfaßt mehr als 500 Arten, von denen nur vier auch anderswo vorkommen. Sie besteht aus zwei Gruppen, die sich in Ökologie und Verhalten unterscheiden: Die eine lebt auf sandigem Untergrund, die zweite, die auch Mbuna-Fauna genannt wird, ist auf felsige Ufer- und Inselbereiche beschränkt. Beide sind monophyletische Artengruppen aus mehr als 200 fast ausschließlich endemischen Arten und vielen zusätzlich beschriebenen Farbvarianten. Beide ökologischen Gruppierungen entstanden also getrennt voneinander im selben See.

Die Mbuna-Fauna ist von besonderem Interesse. Sie beinhaltet nicht nur die farbenprächtigsten Buntbarscharten, sondern fast jede felsige Erhebung des Malawisees besitzt ihre eigenen Fischarten mit einer hohen Anzahl von Endemiten im strengsten Sinn, nämlich beschränkt auf die jeweilige Insel (Tab. 1). Die einzelnen Arten sind oft räumlich von denen anderer Inseln oder Uferbereiche isoliert. Auch der Wasserspiegel des Malawisees, dessen geologisches Alter auf einige Millionen Jahre geschätzt wird, unterliegt starken Schwankungen, bedingt durch tektonische und klimatische Ereignisse. Größere Rückgänge des Wasserspiegels werden zwischen der Zeit vor mehr als 25.000 und 10.740±130 Jahren sowie zu geschichtlicher Zeit zwischen 1150 und 1250 n.Chr. bzw. 1500 und 1850 n.Chr. angenommen. Unter

Tab. 1: Anzahl und Verbreitung von Mbuna-Arten auf Inseln des Malawisees. Die Distanz vom Land bzw. von der nächsten Insel und die maximale Wassertiefe sind Maße für den Grad der Isolation der Arten. „Endemisch" bedeutet in diesem Zusammenhang, daß die betreffenden Arten nur im Bereich dieser Insel vorkommen.

Insel	Distanz vom Land [km]	maximale Wassertiefe [m]	Artenzahl (gesamt)	davon endemisch
Chinyankhwazi	13	70	14	3
Chinyamwezi	17	90	12	3
Boadzulu	6	35	16	3
Zimbabwe	1,5	100	9	0
Thumbi West	1,5	30	26–31	4
Mumbo	6	100	20	4
Maleris	3	40	35	13
Mbenji	13	50	29	14
Likoma	4,5	55	39	25
Chisumulu	10*	90*	26	15
Mpanga	1,5	60	22	5

* Distanz zur Insel Likoma

Einbeziehung geologischer Datierungen (vgl. nachfolgenden Beitrag von F. EGLI-ARM), archäologischer Befunde, mündlicher Überlieferungen und historischer Evidenz konnte gezeigt werden, daß der Wasserspiegel des Malawisees im Zeitraum zwischen 1390 und 1860 n. Chr. wenigstens für einen Teil der Zeit um mindestens 121 m gefallen sein muß. Abb. 3 zeigt den Südteil des Sees mit eingezeichneter 100 m-Marke, die etwa die Lage des Wasserspiegels während dieser Zeit verdeutlichen soll. Da viele der heutigen Inseln und Schichtenköpfe damals trockenes Land waren, die Lebensräume der Fische also gar nicht existierten, muß die Etablierung dieser einzigartigen Faunen in den letzten rund 200 Jahren stattgefunden haben. Diese Aussage wird gestützt von gut belegten topographischen und historischen Veränderungen, Untersu-

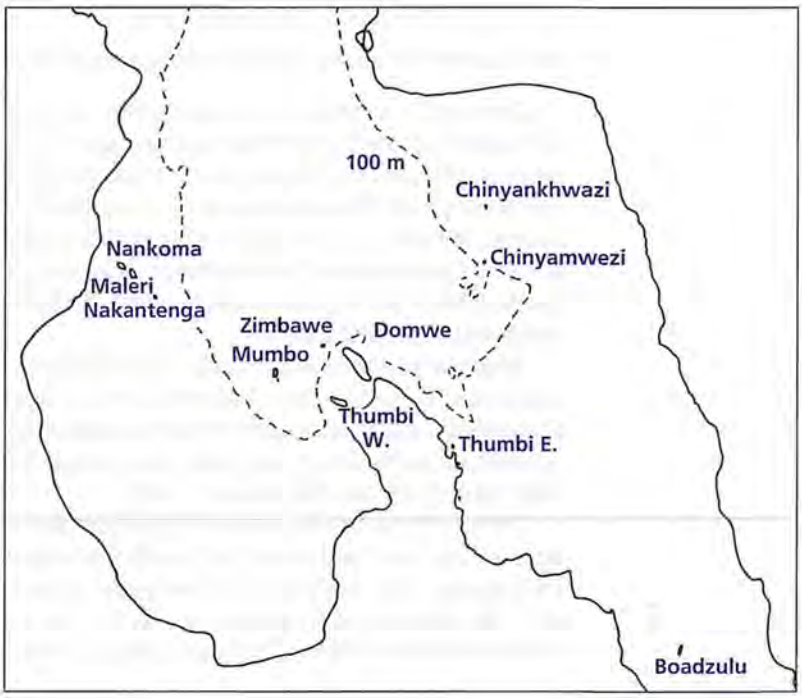


Abb. 3: Unterschiedliche Wasserstände des Malawisees Die 100 m-Konturlinie (gestrichelt) gibt den ungefähren Umriß des Sees beim letzten größeren Rückgang des Wassers vor etwa 200 Jahren an. Auf die eingezeichneten Inseln wird in Tab. 1 Bezug genommen. (aus OWEN et al. 1990)

chungen der genetischen Differenzierung und der Verbreitung der betreffenden Fisch-arten. Da Mbuna-Arten nur selten tiefe Gewässerzonen mit sandigem Untergrund überqueren, bewirkt ihre Bindung an felsige Abschnitte eine vergleichsweise starke Isolierung einmal eingewanderter Individuen von ihren Stammpopulationen. Zwar existiert in begrenztem Maß auch Zuwanderung aus dem Rest des Sees, aber Analysen bezüglich Verbreitung und Verhalten machen es plausibel, daß eine ganze Anzahl der Arten tatsächlich „vor Ort", d.h. im Bereich der jeweiligen Insel entstanden ist (vgl. die „Endemiten" in Tab. 1). Es muß betont werden, daß es sich dabei um biologische Arten im MAYR'schen Sinn, nicht nur um Farbvarianten innerhalb einer Art handelt. Tatsächlich lassen sich an isolierten Schichtenköpfen alle Stadien der Populationsdifferenzierung beobachten, beginnend mit leichten Unterschieden in der Färbung zwischen verschiedenen Populationen bis hin zu deutlich unterscheidbaren Arten mit großen Unterschieden in Bezug auf Färbung, Morphologie und Verhalten. Dabei ist ein enger Zusammenhang zwischen Endemismus und dem Grad der Differenzierung einerseits und dem Grad der Isolation bzw. Entfernung der einzelnen Schichtenköpfe/Inseln andererseits zu beobachten (vgl. Tab. 1).

Zeiträume von wenigen hundert Jahren können ausreichen, um weit größere morphologische Veränderungen bei Buntbarschen hervorzubringen als man bisher für möglich gehalten hat.

Zeiträume von wenigen hundert Jahren, die nach evolutionären Maßstäben vernachlässigbar sind, können also offenbar ausreichen, um weit größere morphologische Veränderungen bei Buntbarschen hervorzubringen, als man bisher für möglich gehalten hat. Folglich können in bestimmten Fällen einige hundert Jahre zur Evolution deutlich unterscheidbarer Arten ausreichend sein.

Ähnliche Ergebnisse stammen vom Nabugabosee, einem kleineren ostafrikanischen See, in dem fünf endemische Arten entdeckt wurden. Sein Alter ist nicht genau bekannt und wird auf weniger als 4000 Jahre geschätzt (MEYER et al. 1996).

Frühere Experimente aus den Siebziger Jahren konnten an einer isolierten Buntbarsch-Population nachweisen, daß biologisch bedeutsame genetische Veränderungen innerhalb von nur fünf Generationen auftreten können (FERNALD & HIRATA 1977).

Ursachen für die explosive Artbildung?

Während andere Fischgruppen derselben Seen zu „normalen" Raten zu evolvieren scheinen, verlief die Evolution der Buntbarsche also offenbar außerordentlich rasch. Über die Gründe dafür ist bereits viel spekuliert worden. Beispielsweise wurde die Frage aufgeworfen, ob Cichliden irgendwelche Besonderheiten in ihrer genetischen Ausstattung, ihrem Verhalten oder ihrer Ökologie aufweisen, die sie zu solch einer explosiven Radiation prädisponieren (AVISE 1990). Einige Denkansätze und Erklärungsmöglichkeiten für ihre explosive Artbildung sollen hier aufgezeigt werden:

Beispielsweise wird das hochentwickelte Brutverhalten für den Erfolg der Gruppe verantwortlich gemacht. Der besondere Schutz und die weitreichende Fürsorge der Eltern für den Nachwuchs mögen eine zentrale Rolle für den Erfolg der Gruppe gespielt haben.

Eine andere Erklärung ist, daß eine raschere Diversifikation sexueller und sozialer im Vergleich zu lebensnotwendigen Merkmalen stattgefunden hat. Da, wie an der Existenz zahlreicher Farbvarianten auch innerhalb der Arten abzulesen ist, die Färbung besonders rasch evolviert, könnte sie rasch als Reproduktionsbarriere im Rahmen einer sexuellen Selektion dienen.

Daneben wird bei vielen Arten eine starke Territorialität beobachtet. Durch Verteidigung der gleichen Reviere über mehrere Jahre ergibt sich ein nur geringer Aktionsradius. Durch diese Form der Isolation kommt es zu eingeschränktem Genfluß, wodurch sich neue Arten schneller etablieren könnten.

Eine weitere Hypothese geht davon aus, daß die ursprüngliche Besiedlung der Seen durch Generalisten erfolgte, wodurch die heute beobachtete Vielfalt erst möglich wurde, und daß durch fehlende Konkurrenz bei der Besiedlung der Seen alle verfügbaren ökologischen Nischen besetzt wurden. Demgegenüber zeigt zum Beispiel der Kongokugelfisch, der offenbar bereits als Spezialist die Seen besiedelt hat, entsprechend wenig Veränderung. Ähnliches gilt für andere Arten.

Weiterhin kommt eine morphologische Besonderheit der Buntbarsche in Betracht, nämlich zwei Paar funktionell voneinander unabhängige Kiefer, die durch die Möglichkeit zur Spezialisierung auf bestimmte Beute zu einer feineren ökologischen Einnischung im Vergleich zu anderen Arten geführt haben könnte und dadurch größeren Spielraum für die Artbildung bot.

Ein anderer Grund könnte in der ökologischen Instabilität der Gewässer liegen. Es ist bekannt, daß durch gestörte Umweltbedingungen in ungepufferten Ökosystemen die Artbildung begünstigt wird. Dazu können die vulkanischen Aktivitäten im Bereich des ostafrikanischen Grabens ebenso beigetragen haben wie die wiederholt aufgetretenen Wasserspiegelschwankungen, wodurch Voraus-

setzung für die Etablierung immer neuer Gründerpopulationen unter verschiedenartigen Selektionsdrücken geschaffen wurde. Dies mag zwar begünstigend auf die Artbildung gewirkt haben, träfe allerdings auch für andere Fischarten dieser Seen zu.

Letzlich sind vermutlich viele Gründe für die besondere Radiation der Buntbarsche verantwortlich. Der extrem enge zeitliche Rahmen, in dem sich die Veränderungen abgespielt haben, bleibt eine Herausforderung für die Erforschung der Evolutionsmechanismen, die zu dem enormen Erfolg der Gruppe beigetragen haben.

Literatur

Avise JC (1990) Flocks of African fishes. Nature *347*, 512-513.

Fernald RD & Hirata NR (1977) Field study of *Haplochromis burtoni:* Habits and co-habitant. Environ. Biol. Fish. *2*, 299-308.

Johnson TC, Scholz CA, Talbot MR, Kelts K, Ricketts RD, Ngobi G, Beuning K, Ssemmanda I & McGill JW (1996) Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. Science *273*, 1091-1093.

Meyer A, Kocher TD, Basasibwaki P & Wilson AC (1990) Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. Nature *347*, 550-553.

Meyer A, Montero CM & Spreinat A (1996) Molecular phylogenetic inferences about the evolutionary history of East African cichlid fish radiations. In: Johnson TC & Odata E (eds) The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes. Gordon and Breach, Amsterdam, S. 303-324.

Owen RB, Crossley R, Johnson TC, Tweddle D, Kornfield I, Davison S, Eccles DH & Engstrom DE (1990) Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. Proc. R. Soc. Lond. B *240*, 519-553.

Sturmbauer C, Verheyen E & Meyer A (1994) Mitochondrial phylogeny of the Lamprologini, the major substrate spawning lineage of of cichlid fishes from Lake Tanganyika in Eastern Africa. Mol. Biol. Evol. *11*, 691-703.

Kann die Reflexionsseismik eine Austrocknungsperiode belegen?

Wie sicher sind die zeitlichen Bestimmungen des Trockenfallens der ostafrikanischen Seen?

Franz Egli-Arm, Stockener Str. 76, CH-8405 Winterthur

Als wesentlicher Auslöser für die explosive adaptive Radiation der ostafrikanischen Buntbarsche (vgl. vorstehenden Beitrag von J. Fehrer) wird eine Austrocknungsperiode entweder des ganzen (Viktoria-See) oder eines wichtigen Teiles des Sees (Malawi-See) angesehen. Entscheidende Bedeutung erhält dabei die Erforschung der Sedimente, die sich auf dem Seegrund abgelagert haben. Ein trockengelegter Seegrund erhält eine charakteristische Verfestigung, auch wenn die Trockenphase nur von kurzer Dauer ist. Die Verfestigung erfolgt aufgrund der Kompaktion (Volumen-verminderung durch Wasserentzug) und der Ausfällung gelöster Stoffe bei fortschreitender Wasserverdunstung. Die verfestigte Schicht bleibt erhalten, auch wenn sie nach erneuter Überflutung wieder mit Sediment bedeckt wird. Sie kann heute mit der nachfolgend beschriebenen geophysikalischen Methode der Reflexionsseismik nachgewiesen werden.

Angeführt von den reichen Ölprospektionsfirmen wurde die Reflexionsseismik auf einen sehr hohen wissenschaftlichen Stand vorangetrieben. Angefangen von der Signalerzeugung über die Echoregistrierung bis zur Signalauswertung haben unzählige Wissenschaftler und Techniker das Instrumentarium aufgebaut und laufend erneuert und verbessert. Die seismische Methode wird sowohl auf dem Land als auch auf dem Wasser eingesetzt. Für die Abklärung der Schichtverhältnisse in wenig gestörten See-und Meeresböden liefert sie erfahrungsgemäß verläßliche Ergebnisse.

Die Reflexionsseismik funktioniert nach dem Echo-Prinzip. Seismische Wellen, die von einer Signalquelle ausgehen, werden an Grenzflächen zwischen zwei Materialien mit verschiedenen physikalischen Eigenschaften als „Echo" reflektiert. Im Wasser und in wenig verfestigten Sedimenten versteht man unter seismischen Wellen immer Schallwellen, also Veränderungen des Druckes, die sich wellenförmig mit einer vom Material abhängigen Schallgeschwindigkeit fortpflanzen (im Wasser ca. 1500 m/s). Geeignete Meßgeräte wandeln die

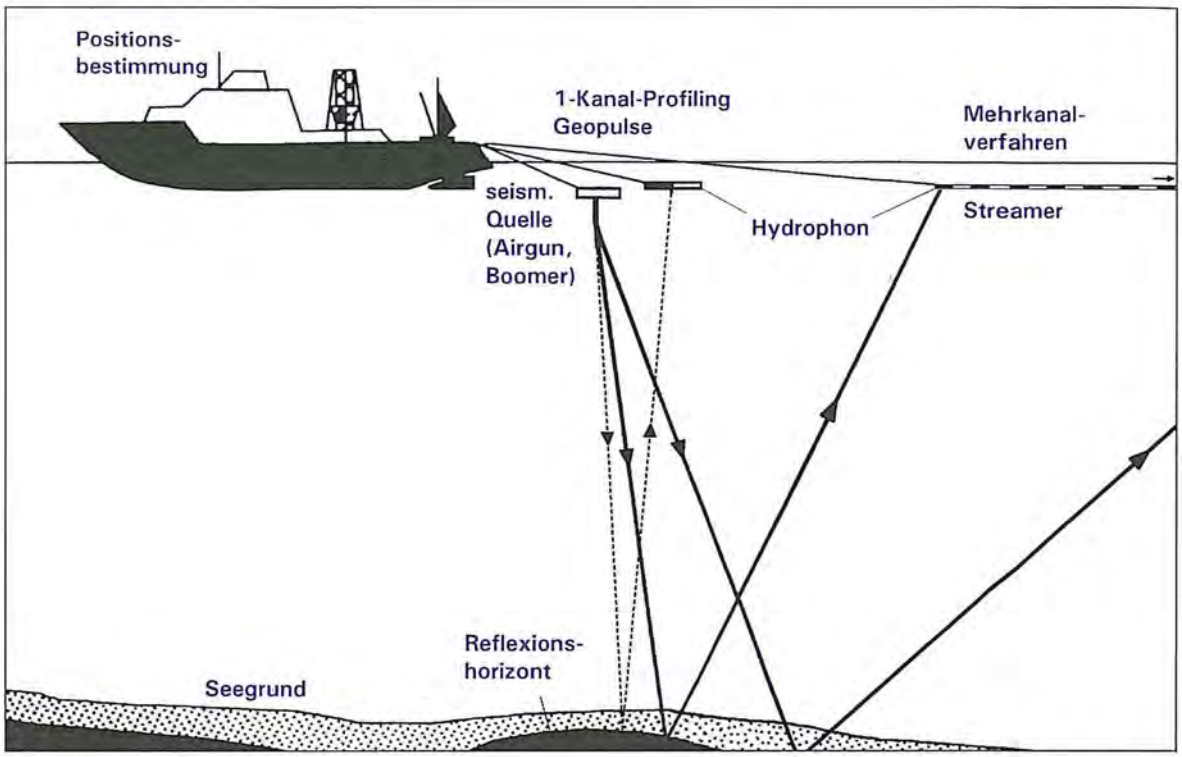


Abb. 1: Schematische Darstellung der Signalerzeugung und -erfassung. Das Schiff schleppt Signalquelle und Empfänger (Hydrophone) in konstanter Wassertiefe. Victoria-See: 1-Kanal-Profiling mit Airgun als Quelle, Malawi-See: Geopulse-Verfahren mit Boomer als Quelle. Bei umfangreicheren Untersuchungen werden Mehrkanalverfahren mit Arrays von mehreren gleichzeitig ausgelösten Airguns als Quelle und sogenannten „Streamer"-Empfängern (z.T. mehrere km langer Schlauch mit über 1000 Hydrophonkanälen) eingesetzt. Die mit Pfeilen versehenen Linien bedeuten Wellenstrahlen von der Quelle zum Empfänger. Zum Einkanalverfahren gehört der gestrichelte Strahl. Von der Vielzahl der Strahlen zum „Streamer" sind nur zwei gezeichnet.

Druckunterschiede in elektrische Spannungen um, die in einem festgelegten zeitlichen Rhythmus digitalisiert und im Computer gespeichert werden. Auf Papier lassen sich die Signale gemäß Abb. 2b als sogenannte Seismogramme darstellen. In dieser Abbildung verläuft die Zeitachse jedoch nicht wie üblich von links nach rechts, sondern von oben nach unten. Entsprechend zeigen die Ausschläge (bezeichnet mit: „seismische Reflexion") nach rechts und nach links und nicht wie üblich nach oben und nach unten.

Beim Victoria-See wurde das sogenannte seismische Profiling-Verfahren angewandt (Abb. 1), das bis zu einer Sedimentdicke von einigen hundert Metern zum Einsatz kommt. Als Signalquelle dient bei dieser Methode eine kleine Luftkanone (Air-

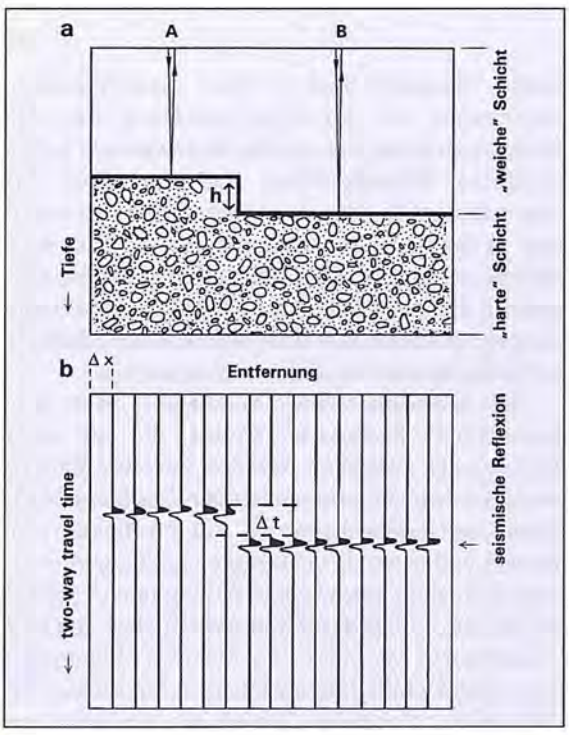


Abb. 2: Signaldarstellung („Record Section"). In regelmäßigen Abständen wird die Quelle gezündet. Aus einer Schichtenfolge wie in a erhält man Seismogramme gemäß b. Jede der 15 Linien im Kasten b bedeutet ein Seismogramm. Die horizontalen Ausschläge – bezeichnet mit „seismische Reflexion" – sind proportional zu den Druckamplituden. Die senkrechte Achse ist die Zeitachse, wobei der obere Kastenrand dem Zeitpunkt „Null" entspricht. Δx ist der konstante horizontale Abstand zwischen den einzelnen Schußpunkten. In a sind einfallende und reflektierte Strahlen an den Stellen A und B dargestellt. Bei B ist der Strahlweg länger, so daß im Profil b das Echo um $\Delta t = 2 \cdot h/V$ (V = Wellengeschwindigkeit im oberen Medium) später erscheint als bei A. Schiebt man die Seismogramme in horizontaler Richtung immer mehr zusammen, so beginnen sich die einzelnen Ausschläge zu überlappen. Bei genügend kleinem Maßstab werden die Linien weggelassen, und es bleiben nur noch die eingeschwärzten positiven Ausschläge übrig, so wie es die Profile in Abb. 3 zeigen. Die Seismogramme sind in b idealisiert dargestellt. In der Praxis sind sie aus verschiedenen Gründen gestört und mit Rauschen behaftet. Die Ausdrücke „harte" und „weiche" Schicht in der Abbildung beziehen sich auf die Wellenimpedanz (Impedanz = Dichte x Geschwindigkeit). „Hart" meint dementsprechend hohe, „weich" niedrige Impedanz.

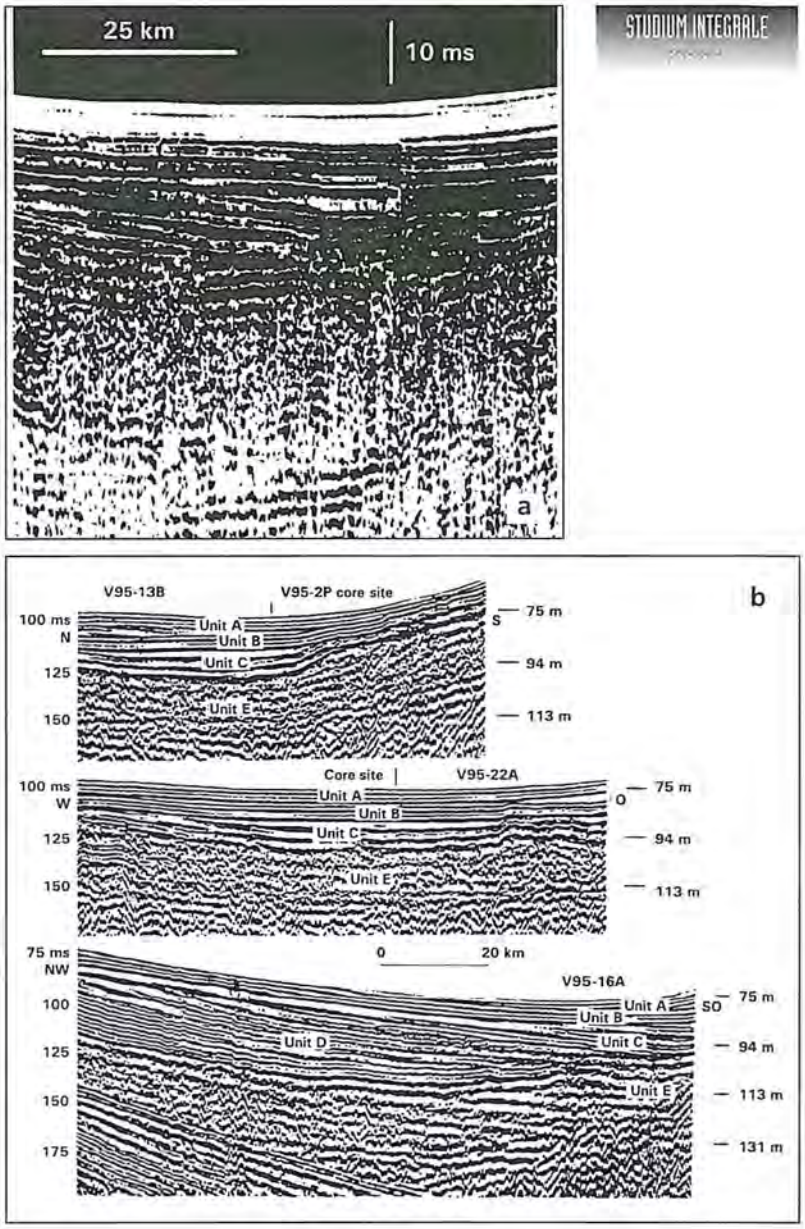


Abb. 3: Typische Ausschnitte von Reflexionsprofilen des Victoria-Sees. Schwarze, gewellte und z.T. unterbrochene Streifen markieren positive Ausschläge auf den aneinandergereihten Seismogrammen. Zunahme der TWT (two-way travel time) nach unten.
***a** Untere Grenze des schwarzen Bereichs am oberen Rand: Seegrund. Weißer Streifen direkt unterhalb des Seegrunds: Sedimentschicht (ca. 5 m dick), die seit der Austrocknung abgelagert wurde. Weil diese Schicht im Gegensatz zu den Schichten weiter unten offenbar sehr homogen ist, sind keine Reflexionen innerhalb der Schicht zu sehen. Das Profil umfaßt den Tiefenbereich von ca. 55 m.*
***b** Drei Profilausschnitte mit gegenüber a geänderter Signalverarbeitung und erweitertem Tiefenbereich. Der Seegrund wird pro Profil durch den obersten schwarzen Streifen angedeutet. Der Austrocknungshorizont befindet sich unterhalb des mit „Unit A" bezeichneten Streifens. Schichtgrenzen erkennt man an den Schnittstellen von „abgeschnittenen" schwarzen Streifen. „Core Sites": Entnahme von Gesteinskernen zur Bestimmung der Lage des Austrocknungshorizontes. (Aus JOHNSON et al. 1996)*

gun), die beim „Zünden" (Schuß) hochkomprimierte Luft schlagartig ins Wasser abläßt. Die durch eine solche Luftkanone erzeugte Druckwelle breitet sich im Wasser kugelförmig aus, dringt in die Sedimente ein und wird an Schichtflächen teilweise reflektiert. Die Aufzeichnung der Echosignale geschieht hier mit speziellen Hydrophonen (Unterwasser-Mikrophone). Quelle und Empfänger werden von einem Schiff mitgeschleppt. Das Schiff fährt mit konstanter Geschwindigkeit auf einer geraden Linie. In regelmäßigen Abständen „schießt" die Quelle eine Druckwelle ab. Von größter Wichtigkeit für eine gute Datenqualität ist eine kontinuierliche und genaue Navigation.

Zur Herstellung eines klassischen seismischen Profils reiht der Seismik-Experte die einzelnen Seismogramme, die er für jeden Schußpunkt erhalten hat, gemäß Abb. 2b aneinander. Dabei entsprechen die horizontalen Abstände zwischen den Seismogrammen maßstabsgetreu den Schußabständen. Wenn nicht Hindernisse oder spezielle wissenschaftliche Gründe etwas anderes erfordern, bleibt allerdings der Schußabstand über das ganze Profil gleich. Dies bedeutet, daß sich die Seismogramme auf dem Profil meist in schön regelmäßigem Abstand präsentieren. In Abb. 3 sind vier Beispielprofile des Victoria-Sees dargestellt. Hier befinden sich die einzelnen Seismogramme so dicht beieinander, daß sie nicht mehr einzeln aufgelöst werden können. Die horizontale Achse entspricht der Entfernung vom Profilanfang, die senkrechte Achse der sogenannten TWT (Two-way time), dem Intervall zwischen Schußzeitpunkt und Echoankunft. Bei dieser Art der Darstellung kann man die Reflektoren (Schichtgrenzen, Störungen) als zweidimensionales Schnittbild erkennen.

Allerdings stimmen die räumlichen Proportionen noch nicht: Einerseits ändert sich die Wellengeschwindigkeit von Schicht zu Schicht, was Schichten, in denen sich die Wellen schneller fortpflanzen, dünner erscheinen läßt als solche, in denen die Wellen sich langsamer ausbreiten, und andererseits befinden sich schräggestellte Schichten nicht in der richtigen Lage, weil infolge der Schrägstellung auch die Echorichtung schräg ist. Die Umwandlung des TWT-Abbildes in ein geometrisch korrektes räumliches Abbild nennt man Migration, bei komplizierteren Verhältnissen ein sehr aufwendiges Verfahren. Wenn nur die oberste Schicht interessiert und diese überdies nahezu flach ist wie bei den vorliegenden Seeuntersuchungen, wird auf die Migration verzichtet und direkt das TWT-Abbild einer Interpretation unterzogen. Am rechten Rand aller drei Profile in Abb. 3b stehen die in Meter umgerechneten TWT-Millisekunden des linken Randes. Dabei wurde der Einfachheit halber für alle Schichten dieselbe Wellengeschwindigkeit von 1500 m/s verwendet. Aus Erfahrung weiß man, daß die Abweichung von diesem Wert bei unverfestigten Sedimenten, so wie sie hier vorliegen, klein ist.

Der Reflexionskoeffizient R, d.h. das Amplitudenverhältnis zwischen reflektierter und einfallender Welle beträgt bei senkrechtem Einfall auf eine Grenzschicht:

$$R = (Z2 - Z1) / (Z2 + Z1).$$

Z1 und Z2 bedeuten die Wellenimpedanzen (Dichte x Geschwindigkeit) oberhalb bzw. unterhalb der Schichtgrenze. Je größer der Impedanzunterschied, desto höher ist die Amplitude der reflektierten Welle. Fällt die Welle schräg zur Grenzfläche ein, ist die Formel komplizierter. Da jedoch die Amplitudenverhältnisse bei schrägem Einfall zusätzliche Hinweise auf Materialeigenschaften (z.B. Porosität) liefern, versucht man oft, ein gewisses Spektrum an Einfallswinkeln abzudecken.

Eine Schicht darf die Dicke von etwa einem Viertel der kleinsten Wellenlänge im Spektrum des Signals nicht unterschreiten, damit man sie klar erkennen kann (entspricht ca. 1 m beim Verfahren, das beim Victoria-See angewendet wurde). Jede Schichtgrenze ergibt dann im Profil eine Reflexionslinie. Auch horizontale Ausdehnungen dürfen ein Minimum nicht unterschreiten (Fresnel-Zone der geometrischen Optik).

Um die Lithologie (Gesteinsbeschaffenheit) zu bestimmen und damit die seismischen Resultate zu eichen, muß man an wichtigen Stellen einen Bohrkern entnehmen und untersuchen. Ohne Korrelation mit solchen Kernen sind die seismischen Profile mehrdeutig. Sind die Verhältnisse, wie in den beiden Seen angetroffen, nicht allzu kompliziert, so kann man die Lithologie anhand der Schichtgrenzenreflexionen von einer Kernentnahme zur anderen durchgehend verfolgen.

Die Gesteinskerne vom Malawi- wie auch vom Victoria-See zeigten, daß die ausgehärtete Schicht der Austrocknungsperiode weniger als 1 m dick ist. Im Profil kann man deren Dicke somit nicht bestimmen, was aber nicht weiter tragisch ist; denn die Biologen interessiert nur, ob sich der Austrocknungshorizont über die ganze Seefläche hinzieht, insbesondere auch über die tiefsten Stellen im See. Der Horizont liefert auf jeden Fall eine Reflexion, da hier Z2 viel größer als Z1, der Reflexionskoeffizient R also hoch ist.

Die Methode der Reflexionsseismik erweist sich somit vom Aufwand wie vom Ergebnis her als angemessen, um das Trockenfallen von Seen in früheren Jahrhunderten nachzuweisen.

Dank: Der Autor dankt Herrn Prof. Francois MARILLIER von der Universität Lausanne (Schweiz) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Anregungen.

Literatur

HOLLER P (1995) Arbeitsmethoden der marinen Geowissenschaften. Stuttgart.

JOHNSON CT, SCHOLZ CA, TALBOT MR, KELTS K, RICKETTS RD, NGOBI G, BEUNING K, SSEMMANDA I & MCGILL JW (1996) Late pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. Science *273*, 1091-1093.

OWEN RB, CROSSLEY R, JOHNSON CT, TWEDDLE D, KORNFIELD I, DAVISON S, ECCLES DH & ENGSTROM DE (1990) Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. Proc. R. Soc. Lond. B *240*, 519-553.

SHERIFF RE & GELDART LP (1995) Exploration Seismology. Cambridge Univ. Press, 2nd ed.

Mutter Eva in Bewegung

Laurence Loewe & Siegfried Scherer, Technische Universität München, Vöttingerstr. 45, D-85354 Freising-Weihenstephan

Zusammenfassung: **Die hypothetische Abstammung der Menschheit von einer „mitochondrialen Mutter Eva" vor nicht allzu langer Zeit scheint relativ gesichert. Ihre Datierung mittels molekularer Uhren ist aber sehr umstritten. Neue Bestimmungen von Mutationsraten machen die Situation nun noch komplizierter, indem sie auf ein unerhört junges Datum hinzuweisen scheinen. Neben weiteren ähnlichen Hinweisen werden Lösungsvorschläge für den sich daraus ergebenden Konflikt diskutiert.**

Seit CANN et al. (1987) die „Mutter-Eva-Hypothese" aufstellten, ist dieses Modell der Evolution des Menschen immer bekannter geworden. Es besagt, daß alle heute lebenden Menschen von einer kleinen Population abstammen, die vor etwa 200.000 Jahren in Afrika gelebt haben soll. Deshalb wird dieses Modell oft auch „out of Africa"-Hypothese genannt, obwohl es sich dabei eigentlich um einen ganzen Komplex von Hypothesen handelt (PENNY et al. 1995). Es steht im Gegensatz zum multiregionalen Modell, also der Vorstellung, daß die Menschheit sich an vielen verschiedenen Orten mehr oder weniger gleichzeitig zum modernen Menschen hin entwickelt hat (WOLPOFF 1989) und nie durch einen einschneidenden „Flaschenhals" in ihrer Populationsgeschichte ging (KLEIN et al. 1994). Wann die „mitochondriale Mutter Eva" gelebt haben soll, ist immer noch Gegenstand anhaltender Debatten. Während die meisten Untersuchungen zu Altersan-

gaben gelangen, die den ursprünglich vorgeschlagenen 200.000 Jahren erstaunlich nahe liegen (CANN et al. 1987; VIGILANT et al. 1991; PENNY et al. 1995), gibt es auch Forscher, die Obergrenzen von 800.000 Jahren (WILLS 1995) und untere Werte von 70.000 Jahren vorschlagen (ADACHI et al. 1996). Alle diese Werte beruhen u.a. auf Mutationsraten, die mit Hilfe paläontologischer Daten bestimmt wurden. Nun wurde durch eine neue Methode der Bestimmung von Mutationsraten Bewegung in die Diskussion gebracht (PARSONS et al. 1997).

Niemand war dabei...

Typische Untersuchungen zur „mitochondrialen Mutter Eva" bestehen aus zwei Elementen: Zum einen wird die Sequenz mitochondrialer DNA aus verschiedenen heutigen Populationen bestimmt und verglichen, um herauszufinden, wie weit sich die heute lebenden Menschen auseinander entwickelt haben. Zum anderen werden Substitutionsraten abgeschätzt; sie besagen, wie viele Sequenzunterschiede pro Jahr sich bei der Vererbung der DNA in den Mitochondrien im langfristigen Mittel ansammeln. Da die Mitochondrien („Kraftwerke der Zelle") ausschließlich mütterlich vererbt werden, kann aus beiden Datensätzen schließlich abgeleitet werden, wann die Frau gelebt hat, von der alle heutigen Mitochondrien abstammen – „Eva" ist datiert. Dabei wird allerdings eine Art molekulare Uhr vorausgesetzt (Abb. 1), d.h. alle Sequenzen werden in einer bestimmten Zeit immer um eine bestimmte Anzahl von Positionen verändert – eine nicht ganz unproblematische Annahme.

Ebenfalls mit Unsicherheiten behaftet sind die Methoden, nach denen aus den beobachteten Sequenzen ein Stammbaum rekonstruiert wird. Im Laufe der Zeit wurde allerdings eine ganze Reihe von raffinierten Verfahren entwickelt, um diese Unsicherheiten so weit wie möglich einzugrenzen. Dies scheint auch weitgehend gelungen (PENNY et al. 1995).

Um die Substitutionsraten zu bestimmen, benötigt man als Bezugspunkt eine „Außengruppe". Dies ist eine evolutionäre Linie, die sich von den untersuchten Populationen getrennt hat, bevor diese sich auseinanderentwickelt haben. Um die beobachteten Sequenzunterschiede nun zu einer molekularen Uhr zu machen, muß von diesen Gruppen (untersuchte Populationen und Außengruppe) bekannt sein, wann ihr letzter gemeinsamer Vorfahr gelebt hat (vgl. Abb. 1). Dies wird üblicherweise aus paläontologischen Untersuchungen abgeleitet und ist wegen Datenmangels oft recht unsicher. In typischen Arbeiten zur „mitochondrialen Mutter Eva" wird z.B. der Schimpanse (*Pan troglodytes*) als Außengruppe für die Menschen gewählt und das Alter seines letzten gemeinsamen Vorfahren mit dem Menschen mit ca. 5 Millionen Jahren angegeben (vgl. Abb. 3).

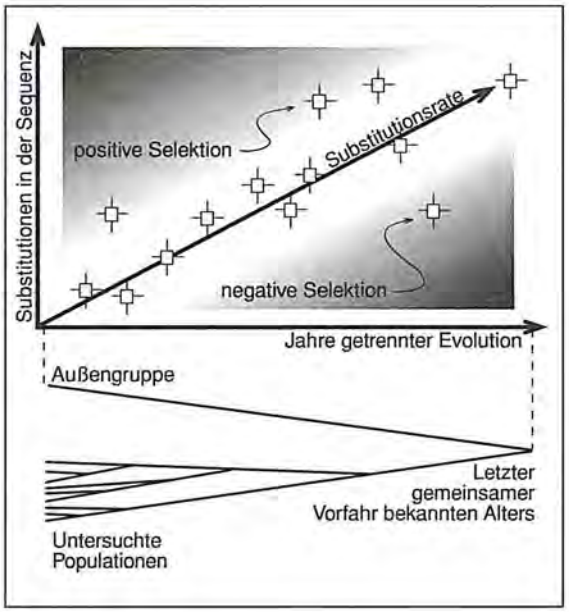


Abb. 1: Prinzipielle Funktionsweise molekularer Uhren. An der Zahl der Unterschiede zwischen der Außengruppe und den untersuchten Populationen sowie an der Zeit, in der sich diese angesammelt haben sollen, wird die Geschwindigkeit der Uhr (Substitutionsrate) eingestellt. Diese ist so zuverlässig wie (i) das Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren und (ii) die Annahme, daß Selektion die Ganggeschwindigkeit weder erhöht (Fixieren vorteilhafter Mutationen noch erniedrigt (Beseitigen schädlicher Mutationen). Da das Verhältnis vorteilhafter zu schädlichen Mutationen für jede Sequenz von ihrer Funktion abhängt, kann die Ganggeschwindigkeit für verschiedene Proteine ziemlich unterschiedlich sein. Nicht zuletzt wird sie natürlich auch von der Mutationsrate beeinflußt, deren Konstanz innerhalb eines Genoms ebenfalls nicht vorausgesetzt werden kann.

Langfristige Substitutionsraten, die auf diese Weise berechnet werden, liegen zwischen ca. 0,025 - 0,26 Substitutionen /Basenpaar /Millionen Jahre und entsprechen einem Alter von etwa 60.000 bis 630.000 Jahren für „Eva" (PARSONS et al. 1997). Es versteht sich von selbst, daß diese Werte nur so zuverlässig sein können, wie der Zeitpunkt, der für die Trennung der großen Menschenaffen von der menschlichen Linie angenommen wird (Abb. 2). Außerdem müssen diese Substitutionsraten für alle untersuchten Positionen der Sequenz gleich sein und dürfen sich darüber hinaus während des ganzen Untersuchungszeitraums nicht verändern; das besagt die oben erwähnte molekulare Uhr. Schließlich müssen diese Raten auch noch bei so unterschiedlichen Arten wie Affen und Menschen konstant sein, obwohl dies weder nachgewiesen

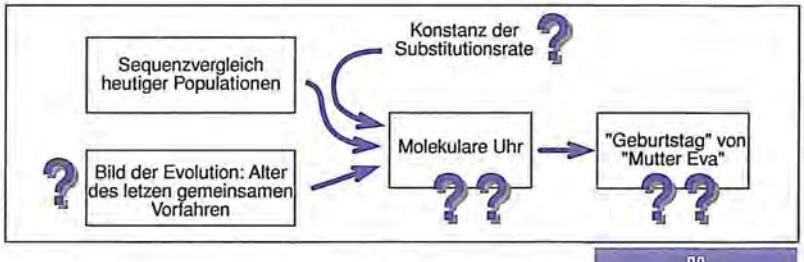


Abb. 2: Fragezeichen pflanzen sich fort. Unsichere Annahmen, beispielsweise bei der Datierung des letzten gemeinsamen Vorfahren wirken sich über die Substitutionsraten der molekularen Uhr auf das hypothetische Alter von „Mutter Eva" aus.

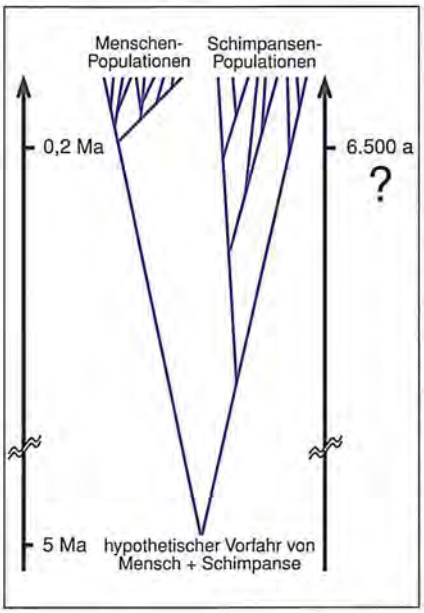


Abb. 3: Konflikte im Stammbaum mitochondrialer DNA von Menschen zwischen herkömmlichen Substitutionsraten und von PARSONS et al. (1997) gemessenen Substitutionsraten. Als Außengruppe für diesen schematischen Stammbaum wurden Schimpansen verwendet, deren genetische Variabilität in der Kontrollregion zum Vergleich angegeben ist (nach WISE et al. 1997). Auffällig ist die erstaunliche Einheitlichkeit der menschlichen mitochondrialen DNA.

wurde noch selbstverständlich ist (ZHANG et al. 1995). Daher setzen typische Untersuchungen zur „mitochondrialen Mutter Eva" entweder konstante molekulare Uhren voraus, oder sie bemühen sich, die Abweichungen davon zu quantifizieren. Keine dieser Aussagen kann definitiv bewiesen werden, weil schließlich niemand dabei war. Entscheidend weiterhelfen können aber Experimente, in denen die Mutationsraten direkt gemessen werden. An dieser Stelle setzt die bahnbrechende Arbeit von PARSONS et al. (1997) an.

Unabhängige Mutationsratenmessungen?

Seit vor einigen Jahren Methoden zur Sequenzierung großer Mengen von DNA entwickelt wurden, werden Sequenzvergleiche auch für kriminologische Fragestellungen eingesetzt (z.B.: Gehört am Tatort gefundenes Haar oder Blut zu einem bestimmten Verdächtigten oder nicht?). In solchen Fällen können einzelne Unterschiede in verglichenen Sequenzen richterliche Urteile beeinflussen oder die Identifikation sterblicher Überreste nach Katastrophen ermöglichen (z.B. IVANOV et al. 1996). Hierbei ist es nicht unwichtig, zu wissen, wie häufig Substitutionen in der Sequenz bei einem bestimmten Mutter-Kind-Paar („*Generationenereignis*") vorkommen können.

Vor diesem Hintergrund bestimmten PARSONS et al. (1997) die Mutationsraten der beiden hypervariablen Regionen in der mitochondrialen DNA, den selben Regionen, die für die meisten Studien zur „mitochondrialen Mutter Eva" benutzt werden. Dazu verglichen sie die Sequenzen einzelner Mutter-Kind-Paare. Aufgrund der bisherigen Untersuchungen vor makroevolutionstheoretischem Hintergrund erwarteten sie etwa *eine* Mutation in der untersuchten Region auf 600 Generationenereignisse. Erstaunlicherweise entdeckten sie eine etwa 20-fach höhere Mutationsrate, nachdem sie 610 Basenpaare von 357 Personen aus 134 unabhängigen mitochondrialen DNA-Vererbungslinien sequenziert hatten. Nach unabhängigen Bestätigungen der Korrektheit der Sequenzen waren 10 Substitutionen zu finden.[1] Bei Extrapolation auf lange Zeiträume ergibt sich daraus mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% eine Substitutionsrate von zwischen 1,2 und 4,0 Austauschen/Basenpaar/Millionen Jahre bei einer Generationszeit von 20 Jahren (Mittelwert 2,5). Wenn molekulare Evolution an diesen Positionen der Sequenz wirklich neutral ist, d.h. die molekulare Uhr wirklich gelten sollte, dann würde eine so hohe Mutationsrate bedeuten, daß „Eva" vor ca. 6500 Jahren gelebt hätte – eine Vorstellung, die gängigen Modellen zum Ursprung des Menschen widerspricht. Da mit diesen Daten zudem nicht entschieden werden kann, ob unsere „mitochondriale Mutter Eva" die einzige Frau zu ihren Lebzeiten war, oder die einzige von 10.000 (KLEIN et al. 1994), die zum heutigen Mitochondrien-Genpool beigetragen hat, kann über mögliche Flaschenhälse in der menschlichen Populationsgeschichte noch nicht abschließend geurteilt werden (vgl. Abb. 4). Doch selbst wenn dieses Alter den Tatsachen entsprechen sollte, und es vor 6500 Jahren keinen Flaschenhals gab, dann ist immer noch schwer zu verstehen, wie alle heute bekannten Menschen mit den von ihnen bekannten Genen sich in so kurzer Zeit ausgebreitet haben sollen (PARSONS et al. 1997).

Bestätigungen ...

Die Untersuchung von PARSONS et al. ist nicht die einzige, die eine schnelle Evolution von mitochondrialer DNA nahelegt. Bereits ein Jahr zuvor berichteten HOWELL et al. (1996) von 2 Substitutionen in der gleichen nicht für Proteine codierenden Kontrollregion der mitochondrialen DNA pro 80 „Generatio-

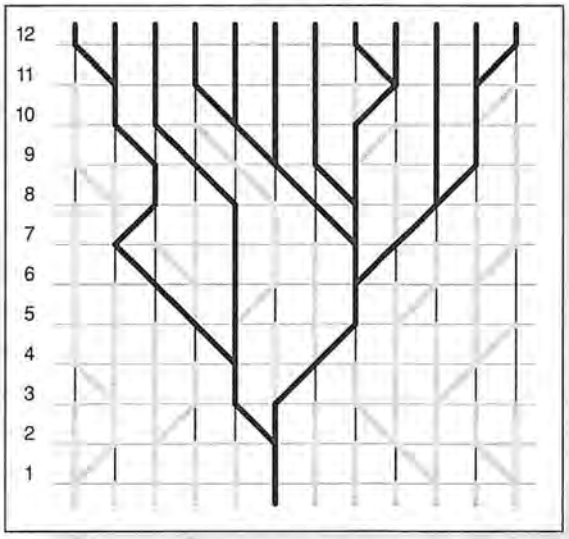


Abb. 4: Schematisierte Abstammung aller Frauen von der „mitochondrialen Mutter Eva". Aus ihrer bloßen Datierung kann nicht einfach abgeleitet werden, ob sie die einzige Frau ihrer Zeit war oder nicht. Wie leicht zu erkennen, gibt es nämlich in jeder Generation aussterbende, sich erhaltende und sich vermehrende Abstammungslinien. Da mitochondriale DNA ausschließlich von Frauen vererbt wird, entspricht dies Frauen, die keine, eine oder zwei Töchter haben. Durch die begrenzte Populationsgröße bedingt, bewirken zufällige Auswahlprozesse, daß sich nach einer gewissen Zeit eine Linie durchgesetzt hat (schwarze Linien). Dieses von der Neutralen Theorie der Evolution näher beschriebene Phänomen bezeichnet man auch als genetische Drift. (KLEIN et al. 1994; LEWIN 1997)

nenereignissen". Umgerechnet ergibt dies ca. 2 Austausche/Basenpaar/Million Jahre. Die Übereinstimmung zu PARSONS' Werten ist erstaunlich, auch wenn die Stichprobe der „Generationenereignisse" wesentlich kleiner war. Ebenfalls erstaunlich ist, daß die gleiche Studie von einer ähnlich hohen Mutationsrate auch in für Proteine codierenden Regionen berichtet (HOWELL et al. 1996; PÄÄBO 1996). Inwiefern es sich bei letzteren jedoch um repräsentative Daten handelt, muß noch offen bleiben, da die beobachteten Mutationen bei Personen auftraten, die an einer mitochondrialen Erbkrankheit litten. Es ist also noch nicht auszuschließen, daß die Mutationsraten in diesem Fall abnormal hoch gewesen sind.

Glossar

codierend: DNA-Abschnitt, der für ein Protein codiert. Nicht-codierende DNA ist nicht notwendigerweise funktionslos.

Fixierung: Eine Mutation oder ein Allel (= Zustandsform eines Gens) ist dann in einer Population fixiert, wenn alle Individuen dieser Fortpflanzungsgemeinschaft das entsprechende Gen tragen.

Flaschenhals: Plötzliche Dezimierung einer Population.

genetische Drift: Zufällige, nicht durch Selektion geförderte Ausbreitung von Genen in der Population.

Genpool: Die Summe aller Gene einer Population.

hypervariable Regionen: Abschnitte auf der DNA, die besonders hohe Mutationsraten besitzen, und sich daher teilweise sogar von einer Generation zur nächsten verändern können. Beispiele: Kontrollregion und Minisatelliten.

Kontrollregion: Ein mehrere hundert Basenpaare langer, nicht-codierender Abschnitt auf der mitochondrialen DNA mit einer relativ hohen Mutationsrate. Wie hoch diese wirklich ist, ist die Kernfrage dieses Artikels.

Locus: Genort, ein Abschnitt des Genoms.

Minisatelliten: Bestimmte Abschnitte auf der DNA des Zellkerns, die sich dadurch auszeichnen, daß eine bestimmte kurze Sequenz sich ziemlich oft wiederholt.

mitochondriale DNA: Die Erbsubstanz der Mitochondrien; sie wird mütterlicherseits vererbt und besitzt meist höhere Mutationsraten als die DNA des Zellkerns.

mitochondriale Mutter Eva: Die Frau, die die Mitochondrien trug, von denen alle Mitochondrien der heutigen Menschheit abstammen. Mitochondrien sind „Organe" innerhalb einer Zelle, erzeugen als „Kraftwerke" Energie und besitzen ein eigenes, kleines Genom (DNA).

Molekulare Uhr: Eine Hypothese, die besagt, daß Sequenzen aus Lebewesen über geologische Zeiträume hinweg so regelmäßig verändert werden, daß man eine Uhr danach stellen kann (vgl. Abb. 1).

Mutationsraten: Die Häufigkeit, mit der Mutationen auftreten (z. B. pro Generation).

neutral, effektiv: Neutrale Mutationen haben keinen Einfluß auf die Funktion des codierten Proteins. Effektiv neutrale Mutationen haben zwar einen Einfluß (meist negativer Art), werden von der Selektion jedoch nicht erfaßt, da der Einfluß zu klein ist.

neutrale Evolution: Evolutionsprozesse, die vor allem von zufälliger Gendrift bestimmt werden.

Substitutionsraten: Bei ungenauem Sprachgebrauch das gleiche wie Mutationsraten. Genaugenommen beziehen sich allerdings letztere auf Häufigkeiten einzelner Mutationen in Individuen, während Substitutionsraten ausdrücken sollen, wie viele Positionen in der „normalen" Sequenz einer Population während eines längeren Zeitraumes durch evolutive Prozesse ersetzt wurden.

... bei Rindern

Studien zur Evolution der mitochondrialen DNA in Hausrindern liefern ein weiteres interessantes Detail (LOFTUS et al. 1994; BRADLEY et al. 1996). Die mitochondrialen DNA-Sequenzen weisen auf einen letzten gemeinsamen Vorfahren aller Hausrinder hin, der vor mindestens 200.000 Jahren gelebt haben soll (vgl. Abb. 5). Dieses Alter wurde berechnet, indem Substitutionsraten eingesetzt wurden, die zum einen aus Studien zur „mitochondrialen Mutter Eva" bekannt waren und zum anderen aus paläontologischen Daten zum letzten gemeinsamen Vorfahren von Rind und Bison abgeleitet wurden.

Andererseits gibt es keine archäologischen Hinweise darauf, daß Rinder vor mehr als 10.000 Jahren zu Haustieren gezähmt wurden (EPSTEIN 1971; MASON 1984; LOFTUS et al. 1994). Dies führt zunächst zu einem Konflikt: Wenn alle Hausrinder von dem ersten gezähmten Rind abstammen und sich ihre Sequenzen seither auseinanderentwickelten, dann deuten die beobachteten Sequenzen und die bisherigen Substitutionsraten darauf hin, daß dieses Rind vor mehr als 200.000 Jahren lebte. Dazu müßte man allerdings annehmen, daß diese Rinder mehr als 190.000 Jahre lang keine erkennbaren Spuren hinterließen. Da dies unwahrscheinlich erscheint, kann man auch annehmen, daß Rinder mehrere Male unabhängig voneinander gezähmt wurden, und zwar etwa vor 10.000 Jahren. Damit wäre der ältere Teil des Rinderstammbaumes einfach nur ein Stammbaum der (noch nicht gezähmten) indischen, afrikanischen und europäischen Ur-Rinder, die nach ihrer Zähmung Vorfahren aller heutigen Rinder wurden. Der wilde Vorfahr dieser ersten gezähmten Vorfahren hätte dann vor mehr als 200.000 Jahren gelebt und natürlich auch keine Spuren einer Zähmung hinterlassen. Diese zweite Interpretation wurde auch vorgeschlagen (LOFTUS et al. 1994; BRADLEY et al. 1996) und erklärt die beobachteten Sequenzunterschiede zwischen indischen, afrikanischen und europäischen Hausrindern zufriedenstellend.

Wenn jedoch der Sequenzstammbaum von LOFTUS et al. richtig ist *und* Rinder erst vor 10.000 Jahren gezähmt wurden, dann müßten etwa 23 Austausche in der untersuchten 915 Basenpaare langen Region der mitochondrialen DNA in den letzten 10.000 Jahren stattgefunden haben. Dies entspricht 2,5 Austauschen/Basenpaar/Million Jahre – eine erstaunliche Übereinstimmung mit den von PARSONS gemessenen Mutationsraten. Selbst wenn es sehr wahrscheinlich ist, daß die Substitutionsraten in Menschen und Rindern verschieden sind, so sollte es dennoch einen Versuch wert sein, die Geschichte der Zähmung von Rindern noch einmal vor dem Hinter-

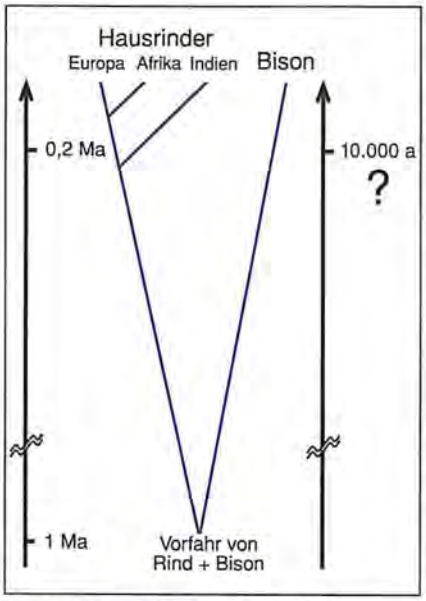


Abb. 5: Konflikte in der Datierung der Zähmung der Rinder zwischen dem Stammbaum mitochondrialer DNA mit herkömmlichen Substitutionsraten und archäologischen Befunden (nach LOFTUS et al. 1994, schematisiert). Archäologische Hinweise auf Hausrinder, die älter als 8.000-10.000 Jahre sind, fehlen bisher. LOFTUS et al. (1994) postulieren daher, daß die europäischen, afrikanischen und indischen Rinder unabhängig voneinander vor etwa 10.000 Jahren gezähmt wurden. Oben: Europäisches Hausrind.

grund von PARSONS Mutationsraten zu durchdenken.

Beim direkten Vergleich der von LOFTUS gewonnenen Sequenzen von Rind und Bison fällt auf, daß ein großer Teil der Unterschiede sich auf eine relativ schmale Region innerhalb der hypervariablen Kontrollregion beschränkt[2], die zudem von einer kurzen Deletion bzw. Insertion[3] an der einen Seite begrenzt wird. Dies wirft die Frage auf, welche mutagenen Prozesse hier am Werk waren, da in diesem kurzen Abschnitt die verbliebenen Ähnlichkeiten kleiner als 50% sind, während die Bison-Sequenz im Rest der Kontrollregion denen der Hausrinder erstaunlich ähnlich ist. Sollte hier eine besonders hohe Mutationsrate vorliegen oder dieses Stück gar ausgetauscht worden sein, so hätte dies weitere Auswirkungen auf die von BRADLEY et al. (1996) und LOFTUS et al. (1994) diskutierten Zeithorizonte. Dies würde die Hausrinder noch älter erscheinen lassen, als sie aufgrund der molekularen Daten bisher schon erschienen, wenn man an einem Alter von 1 Million Jahre für die Trennung von Bison und Hausrind festhält. Allerdings würde dieses (paläontologisch begründete) Datum aus molekularbiologischer Sicht immer fraglicher, da die entsprechenden Sequenzen relativ ähnlich sind. Obwohl solche Prozesse für mitochondriale DNA höherer Tiere noch nicht nachgewiesen sind, könnten doch möglicherweise von Retrotransposons induzierte Mutationen (vgl. KNOPP et al. 1996) oder Rekombinationsereignisse (vgl. LUNT et al. 1997) hier eine Rolle spielen.

... bei Hunden

VILÀ et al. (1997), fanden bei ihren Untersuchungen im wesentlichen die gleiche Situation bei Hunden. Sie sequenzierten Teile der mitochondrialen DNA von 140 Haushunden und 162 Wölfen. Der von ihnen erstellte Stammbaum besagt, daß sich die Hunde vor etwa 135.000 Jahren von den Wölfen trennten, wenn Kojoten als Außengruppe verwendet werden (vgl. Abb. 6). Diese unterscheiden sich von den Wölfen an ca. 7,5% der untersuchten Positionen und sollen sich seit etwa einer Million Jahren unabhängig voneinander entwickelt haben. Die größte Gruppe der Hunde dagegen unterscheidet sich voneinander nur an 1% der Positionen, nämlich durch etwa 2,6 Substitutionen in den 261 untersuchten Basenpaaren der Kontrollregion – trotz ihrer enormen morphologischen Vielfalt.

Aus der Archäologie sind dagegen wiederum keine Hinweise auf Zähmungen von Hunden bekannt, die älter als 14.000 Jahre sind (EPSTEIN 1971; MASON 1984; VILÀ et al. 1997). VILÀ et al. (1997) deuten diesen Widerspruch, indem sie vorschlagen, daß die Wölfe schon vor 135.000 Jahren zu „Hunden" gezähmt wurden, sich dadurch aber morphologisch kaum veränderten. Knochen von Wölfen findet man nämlich zusammen mit denen von Menschen seit dem mittleren Pleistozän bis zu einer Zeit vor 400.000 Jahren nach radiometrischer Datierung. Erst der Übergang von der nomadischen Jäger- und Sammler-Gesellschaft zur eher seßhaften landwirtschaftlichen soll Selektionsdrücke erzeugt haben, die auch die Formen der Hunde entsprechend verändert haben sollen. Angesichts der Tatsache, daß die Schädel von Wölfen, die heute in Gefangenschaft aufwachsen oder gar geboren werden, sich deutlich von Schädeln wirklich wilder Wölfe unterscheiden (EPSTEIN 1971, Vol.1, S. 85), dürften solche frühen „Zähmungen" das Leben der wilden Wölfe nicht nennenswert verändert haben.

Wenn jedoch Wölfe tatsächlich erst vor etwa 14.000 Jahren zu Hunden gezähmt wurden, dann ergäbe sich daraus eine Substitutionsrate von 0,36 Austausche/Basenpaar/Million Jahre, also etwa 1/3 der von PARSONS et al. gemessenen unteren Schranke.

Wenn – wie CROMPTON (1993) feststellt – alle Canidae zu einem Grundtyp gehören, dann findet in diesem Rahmen ein erstaunlich großes Maß an (Sequenz-)Mikroevolution statt. Die von VILÀ et al. (1997) als Außengruppe verwendeten Kojoten gehören nämlich zu dem gleichen Grundtyp wie Wölfe und Hunde. Ob bekannte Mechanismen und Prozesse ausreichen, um diese zu erklären, bleibt abzuwarten. Da die Messung von Mutationsraten ohne makroevolutiven Rahmen bei Vielzellern noch in den Kinderschuhen steckt, können wir hier sicher noch auf einige Überraschungen gespannt sein.

... und bei Minisatelliten

Schließlich könnten noch weitere molekulare Hinweise auf ein schnelles Tempo in der Evolution des Menschen hinweisen. ARMOUR et al. (1996) untersuchten die Unterschiede, die sich an einem bestimmten Minisatellitenlocus in verschiedenen menschlichen Populationen finden. Diese im Kerngenom vorhandenen Minisatelliten sind aus sich wiederholenden DNA-Sequenzbausteinen aufgebaut und können sehr hohe Mutationsraten besitzen.[4] Mit Hilfe von Computersimulationen der beobachteten Sequenzmuster fanden ARMOUR et al. (1996) heraus, daß sich afrikanische von den nichtafrikanischen Populationen vor 15.000 Jahren getrennt haben sollen. Die obere Grenze für dieses Alter liegt mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% bei 22.000 Jahren.

Die zugrundegelegten Mutationsraten stammen

aus Vaterschaftsuntersuchungen (ROYLE et al. 1992) und werden damit nicht von den Unsicherheiten beeinträchtigt, die sehr langfristige Extrapolationen in die Vergangenheit mit sich bringen. Um die beobachteten Sequenzmuster mit den gängigen Vorstellungen zur Evolution der „mitochondrialen Mutter Eva" in Einklang zu bringen, müßte die phylogenetische Mutationsrate mehr als 10 mal kleiner als die gemessene sein (ARMOUR et al. 1996).

Kritische Anfragen: Neutrale Evolution oder Selektion?

Noch ist nicht klar, was die hohe gemessene Mutationsrate von PARSONS et al. (1997) zu bedeuten hat. Eine mögliche Erklärung wären hypervariable „hot-spots", also bestimmte wenige Stellen, die aufgrund ihrer Beschaffenheit besonders schnell mutieren. Dies würde kurzfristig viele Änderungen erzeugen[5], während die benachbarten sehr langsam mutierenden Positionen kaum verändert würden (PÄÄBO 1996). Obwohl dies für einige Positionen zuzutreffen scheint, bezweifeln PARSONS et al. (1997), daß dies für alle 10 von ihnen beobachteten Mutationen gilt. Schließlich finden sich einige dieser Mutationen an Positionen, die sich in bisherigen Seqenzvergleichen als nicht besonders variabel herausgestellt haben.

Um das Problem zu lösen, schlagen PARSONS et al. (1997) vor, daß genetische Drift und/oder Selektion die meisten der neuen Mutationen davon abhalten, in der Population fixiert zu werden. Da sie somit auf lange Sicht nicht erhalten bleiben, wären sie für die meisten phylogenetischen Studien nicht mehr brauchbar.

Drift alleine vermag jedoch die Fixierung von neutralen Mutationen nicht zu verhindern, wie aus der Neutralen Theorie der Evolution (KIMURA 1987, 49f.) leicht abzuleiten ist.[6]

Damit sind wir schon bei der Selektionshypothese. Sie sagt aus, daß die meisten Mutationen, die kurzfristig zu beobachten sind, leicht nachteilige Wirkungen haben und sich daher auf lange Sicht nicht durchsetzen können (PARSONS et al. 1997). Nicht nur die molekularen Uhren im allgemeinen (SCHERER 1990), sondern auch die evolutionäre Neutralität der mitochondrialen DNA-Kontrollregion im Besonderen (BALLARD et al. 1995; PARSONS et al. 1997) wurden bezweifelt. Dafür gibt es auch gute Gründe, da diese Region – wie der Name schon sagt – steuernde Aufgaben übernimmt und somit der Selektion unterliegt. Wenn jedoch die meisten Mutationen geringfügig negativ sind und von der Selektion letztendlich ausgemerzt werden, dann steigt die genetische Bürde der Population ganz erheblich. Dies bedeutet, daß mehr Individuen aufgrund von Erbschäden in der mitochondrialen DNA sterben. Damit ergibt sich die von HOWELL et al. (1995) völlig zu Recht gestellte Frage, wie denn Organismen genetische Systeme tolerieren können, die so viele Fehler erlauben. Bis jetzt gibt es allerdings keine Hinweise darauf, daß die von PARSONS et al. (1997) beobachteten Mutationen tatsächlich nachteilige Auswirkungen auf ihre Träger haben. Sollten diese Mutationen tatsächlich effektiv neutral sein, dann würden sie gemäß der Neutralen Theorie der Evolution auch an die nächste Generation weitergegeben.

Das sich daraus ergebende Dilemma könnte man auch so formulieren: Wenn die Menschheit nicht jung ist, also unter der Annahme, daß Mutationen neutral sind, dann sollte sie bereits ausgestorben sein, da geringfügig nachteilige Mutationen alle verbleibenden Genome längst verseucht hätten und die daraus resultierende genetische Bürde allem Anschein nach viel zu hoch ist (vgl. KONDRASHOV 1995).

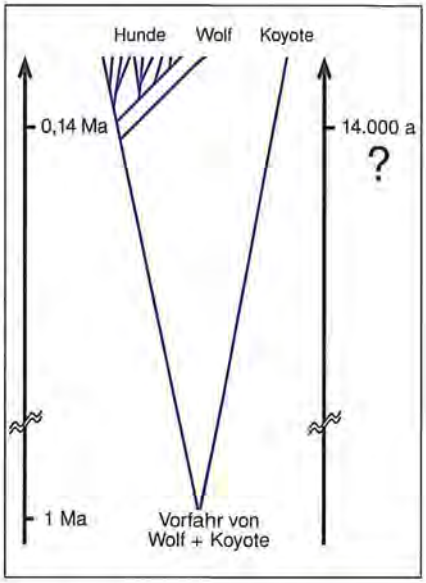


Abb. 6: Konflikte in der Datierung der Zähmung der Hunde zwischen dem Stammbaum mitochondrialer DNA mit herkömmlichen Substitutionsraten und archäologischen Befunden (nach VILÀ et al. 1997, schematisiert). Bisher sind keine archäologischen Funde von Hunden bekannt, die älter als 14.000 Jahre sind. Man beachte, daß nach CROMPTON (1993) die hier als Außengruppe verwendeten Kojoten mit zum gleichen Grundtyp der Canidae gehören.

Wie geht es weiter?

Um die aufgeworfenen Fragen zu klären, sind in jedem Fall weitere Studien notwendig. Beispielsweise könnten Populationen, deren Abstammung für einige hundert Jahre zurückverfolgt werden kann, auf Mutationen hin untersucht werden. Manche Familienstammbäume, die ähnlich weit zurückreichen, könnten ebenfalls eine solche Möglichkeit geben, zumal sie nicht nur Generationenereignisse nebeneinander, sondern auch hintereinander beobachtbar machen. Möglicherweise könnten ähnliche Strategien auch auf Tiere angewandt werden, die unter kontrollierten Bedingungen schon seit vielen Generationen gezüchtet werden. Des weiteren könnten Studien (im Stil von LOFTUS et al. 1994; VILÀ et al. 1997) an anderen Haustieren (vgl. EPSTEIN 1971; MASON 1984) zeigen, ob die hier erwähnten Resultate Einzelfälle sind oder einen neuen Trend anzeigen.

Dank: Wir möchten Reinhard JUNKER für viele Anregungen zur Verbesserung der Verständlichkeit sowie für Abb. 5 (oben) danken.

Anmerkungen

[1] Dies bezieht sich auf 'Substitutionen' der hauptsächlich vorhandenen Base an der mutierten Position. Da es pro Zelle jedoch nicht nur eine Kopie des mitochondrialen Genoms gibt, sondern viele Kopien pro

Mitochondrium und viele Mitochondrien pro Zelle, können auch verschiedene Sequenzen in einer Zelle (und auch Eizelle!) vorkommen (Heteroplasmie). Dies wurde in fünf Individuen aus drei Abstammungslinien dieser Studie entdeckt, womit es einen weiteren Hinweis darauf gibt, daß dies nicht ausgesprochen selten ist, obwohl sinnvolle Abschätzungen der Frequenz noch fehlen (PARSONS et al. 1997). In diesen Fällen konnte die neue Mutation nicht innerhalb eines Mitochondriums fixiert werden, oder das Mitochondrium mit lauter neuen DNA-Molekülen konnte nicht alle anderen Mitochondrien in der befruchteten Eizelle verdrängen, oder die neue Mutation tauchte erst relativ spät in der Individualentwicklung auf und ist daher nur in einem Teil der Zellen des neuen Individuums zu finden. Auf jeder dieser Ebenen können Drift durch Flaschenhälse sowie Selektion eine 'Populationsdynamik' erzeugen, die bisher noch schwer zu durchschauen ist.

2 Beim Vergleich der Sequenzen von *Bison bison* und *Bos taurus* (Genbank Accession U12936 und U51837) sind 15 Punktmutationen und eine 8 Basenpaar-Deletion (in *B. bison*) auf 32 Basenpaare Sequenz konzentriert, während in den restlichen 360 Basenpaaren nur 23 Punktmutationen zu finden sind.

3 Ob eine Deletion in *B. bison* oder eine Insertion in *B. taurus* stattfand, ist durch bloßen Vergleich dieser zwei Sequenzen nicht entscheidbar.

4 Die DNA-Polymerase „verrutscht" beim Kopieren solcher sich monoton wiederholender kurzer DNA-Bausteine gelegentlich um einen ganzen Baustein. Daher sind die häufigsten Mutationen bei Minisatelliten und den noch kürzeren Mikrosatelliten Insertionen oder Deletionen dieser für den Locus (Genort) charakteristischen, kurzen Grundbausteine.

5 Ist an einem solchen Ort die Mutationsrate sehr hoch, dann werden sich dort zunächst (Hin-)Mutationen ansammeln. Sobald es deren jedoch viele gibt, so steigt die Wahrscheinlichkeit, daß weitere, neue Mutationen an Orten stattfinden, die schon ein erstes Mal mutiert sind. Solche Mutationen können im Nachhinein natürlich nicht mehr nachgewiesen werden, da die ursprüngliche Sequenz ja auch direkt zu der nun vorliegenden hätte mutieren können. Im Falle einer späteren Rückmutation wird gar auf lange Sicht der Eindruck erweckt, daß gar nichts geschehen sei (niedrige evolutionäre Substitutionsrate), obwohl in Wirklichkeit in der gleichen Zeit die selbe Position öfter ausgetauscht wurde (hohe gemessene Mutationsrate). Wenn solche Positionen neben Positionen sehr niedriger Mutationsrate zu liegen kommen und über den ganzen Bereich gemittelt wird, dann erklärt sich die Diskrepanz. Fehlen die schnell mutierenden Positionen, dann ist auch die gemessene Mutationsrate niedrig, fehlen die langsam mutierenden Positionen, dann hält sich die ursprüngliche Ähnlichkeit nicht lange.

6 Die Rate k, mit der neue Mutationen in der Sequenz fixiert werden, ist das Produkt der Anzahl der neuen Mutationen pro Generation ($N \cdot \mu$) und der Fixierungswahrscheinlichkeit P_{fix}:

(1) $k = N \cdot \mu \cdot P_{fix}$

Dabei ist N die Anzahl der haploiden Genome und μ die Mutationsrate zwischen zwei Generationen. Da nun jede Sequenz in einer Population irgendwann fixiert werden könnte, wird nur ein sehr kleiner Bruchteil der beobachtbaren Mutationen tatsächlich fixiert:

(2) $P_{fix} = 1/N$

Kombiniert man nun (1) und (2), so ergibt sich

(3) $k = N \cdot \mu \cdot P_{fix} = \mu$

Aus diesem Grund handelt es sich bei der von PARSONS gemessenen Mutationsrate μ zwischen zwei Generationen um die evolutionäre Rate k, die auch für das Kalibrieren molekularer Uhren von Bedeutung ist. Dies ist jedoch nur unter zwei Bedingungen richtig: Zum einen dürfen mit μ nur komplette Übergänge gemeint sein, was jedoch nicht bei allen Mutationen der Fall ist (vgl. Anm. 1). Zum anderen müssen diese Mutationen auch effektiv neutral sein.

Literatur

ADACHI J & HASEGAWA M (1996) Tempo and mode of synonymous substitutions in mitochondrial DNA of primates. Mol. Biol. Evol. *13,* 200-208.

ARMOUR JAL, ANTTINEN T, MAY CA, VEGA EE, SAJANTILA A, KIDD JR, KIDD KK, BERTRANPETIT J, PÄÄBO S & JEFFEREYS AJ (1996) Minisatellite diversity supports a recent African origin for modern humans. Nature Genet. *13,* 154-160.

BALLARD JWO & KREITMAN M (1995) Is mitochondrial DNA a strictly neutral marker? Trends Ecol. Evol. *10,* 485-488.

BRADLEY DG, MACHUGH DE, CUNNINGHAM P & LOFTUS RT (1996) Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. *93,* 5131-5135.

CANN RL, STONEKING M & WILSON AC (1987) Mitochondrial DNA and human evolution. Nature *325,* 31-36.

CROMPTON NEA (1993) A review of selected features of the family Canidae with reference to its fundamental taxonomic status. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 217-224.

EPSTEIN H (1971) The origin of the domestic animals of Africa. New York.

HOWELL N, KUBACKA I, HALVORSON S, HOWELL B, MCCULLOUGH DA & MACKEY D (1995) Phylogenetic analysis of the mitochondrial genomes from leber hereditary optic neuropathy pedigrees. Genetics *140,* 285-302.

HOWELL N, KUBACKA I & MACKEY DA (1996) How rapidly does the human mitochondrial genome evolve? Am. J. Hum. Genet. *59,* 501-509.

IVANOV PL, WADHAMS MJ, ROBY RK, HOLLAND MM, WEEDN VW & PARSONS TJ (1996) Mitochondrial DNA sequence heteroplasmy in the Grand Duke of Russia Georgij Romanov establishes the authenticity of the remains of Tsar Nicholas II. Nature Genet. *12,* 417-420.

KIMURA M (1987) Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Berlin.

KLEIN J, TAKAHATA N & AYALA FJ (1994) MHC-Polymorphismus und Ursprung des Menschen. Spektrum der Wissenschaft (Februar), 56-62.

KNOPP V, UNSELD M, MARIENFELD J, BRANDT P, SÜNKEL S, ULLRICH H & BRENNICKE A (1996) *copia-, gypsy-* and LINE-like retrotransposon fragments in the mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana.* Genetics *142,* 579-585.

KONDRASHOV AS (1995) Contamination of the Genome by Very Slightly Deleterious Mutations: Why Have We Not Died 100 Times Over? J. theor. Biol. *175,* 583-594.

LEWIN R (1997) Patterns in evolution. The new molecular view. New York.

LOFTUS RT, MACHUGH DE, BRADLEY DG, SHARP PM & CUNNINGHAM P (1994) Evidence for two independent domestications of cattle. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. *91*, 2757-2761.
LUNT DH & HYMAN BC (1997) Animal mitochondrial DNA recombination. Nature *387*, 247.
MASON IL (Hg) (1984) Evolution of domesticated animals. London.
PÄÄBO S (1996) Mutational hot spots in the mitochondrial microcosm. Am. J. Hum. Genet. *59*, 493-496.
PARSONS TJ, MUNIEC DS, SULLIVAN K, WOODYATT N, ALLISTON-GREINER R, WILSON MR, BERRY DL, HOLLAND KA, WEEDN VW, GILL P & HOLLAND MM (1997) A high observed substitution rate in the human mitochondrial DNA control region. Nature Genet. *15*, 363-368.
PENNY D, STEEL M, WADDELL PJ & HENDY MD (1995) Improved analyses of human mtDNA sequences support a recent African origin for *Homo sapiens*. Mol. Biol. Evol. *12*, 863-882.
ROYLE NJ, ARMOUR JAL, WEBB M, THOMAS A & JEFFREYS AJ (1992) A hypervariable locus D16S309 located at the distal end of 16p. Nucl. Ac. Res. *20*, 1164.
SCHERER S (1990) The protein molecular clock: time for a reevaluation. Evol. Biol. *24*, 83-106.
VIGILANT L, STONEKING M, HARPENDING H, HAWKES K & WILSON AC (1991) African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. Science *253*, 1503-1507.
VILÀ C, SAVOLAINEN P, MALDONADO JE, AMORIM IR, RICE JE, HONEYCUTT RL, CRANDALL KA, LUNDEBERG J & WAYNE RK (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. Science *276*, 1687-1689.
WILLS C (1995) When did Eve live? An evolutionary detective story. Evolution *49*, 593-607.
WISE CA, SRAML M, RUBINSZTEIN DC & EASTEAL S (1997) Comparative nuclear and mitochondrial genome diversity in humans and chimpanzees. Mol. Biol. Evol. *14*, 707-716.
WOLPOFF MH (1989) Multiregional evolution: the fossil alternative to eden. In: MELLARS P & STRINGER C (eds) The Human Revolution. Behavioural and biological perspectives on the origin of modern humans. Edinburgh, pp 62-108.
ZHANG Y & RYDER OA (1995) Different Rates of Mitochondrial DNA Sequence Evolution in Kirk's Dik-dik (*Madoqua kirkii*) Populations. Mol. Phyl. Evol. *48*, 291-297.

Charles Lyell (1797-1875) und die Uniformität der Natur

Thomas Fritzsche, Bahnhofstr. 2, 37139 Adelebsen

Zusammenfassung: **Charles Lyell, Naturalist durch Vererbung und Gelegenheit (BAILEY 1962, S. 2), gilt vielen als der eigentliche Begründer der Geologie. Seine Doktrin des Uniformitarismus, eine Sichtweise, die für die Beschreibung der Vergangenheit nur heutige Prozesse und heutige Raten der Veränderung zuläßt, prägte die Geologie für mehr als ein Jahrhundert. Lyell sah sich in dauernder Auseinandersetzung mit dem geologischen Katastrophismus, dem vermeintlich noch die Verwandtschaft zur biblischen Sintflut anzumerken war. Er hatte dem Genesisbericht der Bibel und allen sich daraus ergebenden kirchlichen Eingriffen in die Wissenschaft den Kampf angesagt. Sein erstes Kampfmittel war eine ausgefeilte Geschichtsschreibung in den einleitenden Kapiteln der *Principles of Geology*: nur diejenigen waren dem rechten Weg gefolgt, die seine eigene Interpretation antizipiert hatten. Hingegen wurden die Theorien anderer Forscher nur entstellt wiedergegeben. Sein zweites Kampfmittel und zugleich seine Stärke war die unermüdliche Begeisterung für das Fach. Beharrungsvermögen, fachliches Können und gesellschaftliches Ansehen sicherten ihm Anerkennung. Lyells *Principles* legten den Grundstein für die Selektionstheorie Charles Darwins. Beide Forscher waren eng befreundet, auch wenn Lyell den Evolutionsgedanken in letzter Konsequenz nicht befürwortete. Die von Lyell propagierte beengende Form des Uniformitarismus wurde von vielen Geologen seiner Zeit nicht akzeptiert; oft wurden Lyells Gedanken gar nicht durchschaut. Der moderne Katastrophismus in der Geologie führte zu einer Neubewertung des Einflusses von Lyell und seiner ursprünglichen Intention.**

Einleitung

Als Charles Lyell die Erdgeschichte zu seinem Forschungsgebiet erwählte, war die Geologie bereits institutionalisiert. Die Gründung der Bergakademie in Freiberg 1765 erfolgte primär aus den Erfordernissen des Bergbaus, doch die später entstehenden Organisationen wie die Geological Society of London (1807) oder die Wernerian Natural History Society (1809) pflegten die Geologie um ihrer selbst willen[1]. In Frankreich, Deutschland und Großbritannien wurde das neue Forschungsgebiet engagiert vorangetrieben. Die Stellung der Wissenschaftler war in den Ländern verschieden. Französische Forscher übten meist auch politische Funktionen aus, deutsche Forscher standen als Professoren in Staatsdiensten, in England jedoch nahmen sich finanziell unabhängige Leute der Geologie an (MORRELL 1976).

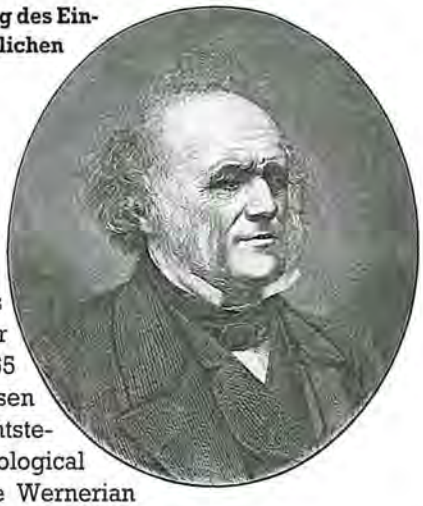


Abb. 1: Charles Lyell (1797-1875) kurz vor seinem Tod (AKG Berlin).

Bereits in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts hatte eine kleine Schar von Enthusiasten die Grundlagen für die geologische Wissenschaft geschaffen. Einer aus diesem Kreis, William Buckland (1784-1856), lehrte in Oxford seit 1813 Mineralogie und

Lebenslauf

geb. am 14. 11. 1797	in Kinnordy, Forfarshire, Schottland
bis 1815	Kindheit und Schulzeit in Südengland
ab Jan. 1816	am Exeter College in Oxford
1818 und 1820	Schweiz und Italien
1820 bis 1827	zeitweise als Rechtsanwalt gearbeitet
12. 7. 1832	Trauung mit Mary Horner in Bonn
1830 bis 1833	Erscheinen der drei Bände *Principles of Geology*
1835 bis 1837	Präsident der Geological Society
1838	Erscheinen der *Elements of Geology*
1845	Erscheinen der *Travels to North America* (2 Bände)
1848	in den Adelsstand erhoben, fortan: Sir Charles Lyell
1849	wieder Präsident der Geological Society
1863	Erscheinen der *Antiquity of Man*
gestorben am 22. 2. 1875	in London

wurde mit der Einrichtung eines entsprechenden Lehrstuhls 1819 Professor für Geologie; einer seiner aufmerksamen Schüler war Charles Lyell. Buckland war entschiedener Katastrophist, überzeugt von einer letzten großen Überflutung, die mit der biblischen Sintflut assoziiert wurde. Die Katastrophisten gingen davon aus, daß die älteren Gesteinseinheiten durch geologische Prozesse und Umwälzungen von einer Art und Intensität entstanden waren, die die Menschheit seit der Sintflut nicht mehr erlebt hatte. Heutige Prozesse waren folglich nicht zureichend, Vergangenes adäquat zu beschreiben. Hinsichtlich der Fossilabfolge waren die Katastrophen-Vertreter in der Mehrzahl Progressionisten oder Direktionalisten, d.h. sie vertraten eine gerichtete Entwicklung von primitiven zu immer höher entwickelten Lebewesen, zuletzt mit dem Menschen als Krone der Schöpfung.

Die ersten geologischen Karten lagen vor. Während Cuvier (1769-1832) und Brogniart (1770-1847) die Gliederung des Tertiärs im Pariser Becken vornahmen, gingen englische Geologen an die Erforschung paläozoischer Ablagerungen. Unter dem Einfluß von William Smith (1769-1839)[2] in England und v. Schlotheim (1764-1832) in Deutschland hatte sich das Leitfossilprinzip, d.h. das formations- und zeitgebundene Auftreten der Fossilien, durchgesetzt (HÖLDER 1989, S. 178). Der Streit zwischen den Neptunisten und Vulkanisten/Plutonisten hatte sich zugunsten der letzteren entwickelt (vgl. FRITZSCHE 1997). Als Folge der unglücklichen Auseinandersetzungen hatte sich in Großbritannien eine kritische Haltung gegenüber dem Theoretisieren gebildet. In dieser Phase trat Charles Lyell auf und schlug ein methodisches Vorgehen in der Geologie sowie ein darauf gegründetes Modell der Erdgeschichte vor.

Lebenslauf

Charles Lyell wurde 1797 auf dem Landsitz seiner Familie in Kinnordy in Schottland geboren. Es war das gleiche Jahr, in dem sein Landsmann James Hutton (1726-1797) starb, auf dessen geologische Vorstellungen Charles eines Tages aufbauen sollte. Bald nach seiner Geburt zog die Familie nach Südengland. Während der Schulzeit wurde Charles' Interesse für die Natur geweckt. Er sammelte Schmetterlinge, Motten, Käfer und Vogeleier. Dank entsprechender Bestimmungsbücher aus der Bibliothek seines Vaters, der durch Beiträge zur Botanik und italienischen Literatur bekannt geworden war, gelangte Charles zu ansehnlichen Sammlungen.

Von 1816 bis 1819 studierte er am Exeter College in Oxford klassische Philologie und Mathematik und konzentrierte sich ab 1820 auf die Rechtswissenschaften. Seiner Ausbildung bei einem Rechtsanwalt folgte eine halbherzige Tätigkeit als Anwalt (barrister). Das Reisen war die liebste Beschäftigung der Familie, es sollte auch Charles' Leben bestimmen. Auf seiner ersten Reise durch Europa 1818 sammelte er früh Anschauungsmaterial[3]. Die Wirkung geologischer Prozesse zeigte sich eindrucksvoll in Zug in der Schweiz. Vor 12 Jahren hatte sich dort ein Bergsturz ereignet und ein Dorf begraben. Die Ablagerungen überdeckten diejenigen eines noch älteren Bergsturzes. Diese Stelle wurde von Charles ebenso inspiziert wie ein Tal bei Martigny. Wenige Wochen zuvor war dort ein natürlicher Damm gebrochen und das Wasser eines durch eine Barriere aus Gletschereis aufgestauten Sees war durch das Tal geströmt. Die Bevölkerung war rechtzeitig gewarnt worden, so daß nur 25 Menschen ums Leben kamen. Solche Ereignisse hinterließen geologische Spuren. Was konnten sie bewirken, wenn sie immer wieder auftraten?

1823 reiste Lyell alleine nach Frankreich. In Paris traf er u.a. George Cuvier und Alexander von Humboldt (1769-1859). Auf der Exkursion mit Constant Prévost (1787-1856) machte ihn dieser mit dem Tertiär des Pariser Beckens vertraut. Ein Jahr später kam Prévost nach England und untersuchte mit Lyell zusammen Südengland. Im Sommer widmete sich Lyell der schottischen Geologie, erst mit Buckland, dann mit James Hall (1761-1832), von dem er auch an die berühmte Stelle geführt wurde, wo Hutton den Beweis für seine plutonistische Deutung fand (FRITZSCHE 1997). Lyell kann zu diesem Zeitpunkt schon als Geologe angesehen werden. In seiner Funktion als Sekretär der Geological Society referierte er 1826 die jüngsten geologischen Arbeiten und nutzte die Gelegenheit, um die Notwendigkeit der Beschreibung heutiger Prozesse zur Erklärung der Erdvergangenheit hervorzuheben. 1827 diente ihm Poulett Scropes *Memoir on the geology of central France* als Aufhänger, um diese Forderung zu unterstreichen.

Von Mai 1828 bis Februar 1829 war Lyell in Frankreich und Italien unterwegs, 6 Monate davon mit den Murchisons. Roderick Murchison (1782-1871) forderte ihn auf, noch nach Sizilien zu reisen, dort würde er eindrucksvolle Beweise für seine Vor-

stellung von der Uniformität geologischer Prozesse finden[4]. Zuvor hatten sie zusammen die Talbildung studiert und Scropes Folgerung bestätigt, daß sich Flüsse ihr eigenes Tal graben[5]. Damit hatte sich Lyell von seinem Lehrer Buckland losgesagt, der für die Talbildung einstige großflächige Überschwemmungen annahm; die heutigen Flüsse betrachtete Buckland in ihrer Wirkung in der Regel als zu schwach, um die Täler geformt zu haben.

Von 1831 bis 1833 nahm Lyell den Ruf auf den Lehrstuhl für Geologie am King's College in London an[6]. Die Vorlesungen waren sehr gut besucht, da sich Lyell dafür eingesetzt hatte, auch Frauen zuzulassen. Dies wurde einige Monate später wieder untersagt, weil die Anwesenheit der Frauen angeblich die Aufmerksamkeit der jungen Studenten ablenkte. Daraufhin sank die Zahl der Hörer beträchtlich. Die dienstlichen Verpflichtungen nahmen Lyell stark in Anspruch, die Bezahlung konnte den Aufwand nicht angemessen ausgleichen. Lyell entschloß sich deshalb, seinen Lebensunterhalt als Schriftsteller zu verdienen. Damals herrschte in den gebildeten Kreisen ein lebhaftes Interesse an der Geologie; dem konnte Lyell genügen.

1832 heiratete er die Tochter von Leonard Horner (1785-1864), dem ersten Rektor der University of London; die kirchliche Trauung fand in Bonn statt. Die Hochzeitsreise entwickelte sich zu einer Exkursion rheinaufwärts bis in die Schweiz und zum Lago Maggiore. Nach Abschluß seiner Vorlesungen am King's College wurde Lyell zum Präsidenten der Geological Society gewählt. Er hatte sich um diesen Posten nicht beworben, sondern er war einfach an der Reihe. Fortan war er bemüht, offizielle Ämter abzulehnen, um sich mehr seiner Geologie widmen zu können. Charles Darwin gab er den gleichen Rat.

Lyell, der wie viele seiner Zeitgenossen auf Umwegen zur Geologie gekommen war, mußte sich Gedanken um die Finanzierung seiner Forschungen machen. Zwar kam sein Vater für den Unterhalt auf, doch würde das Geld angesichts der geplanten Exkursionen etwas knapp werden. So waren die *Principles of Geology* nicht nur das Werk, in dem Lyell seine Theorie vorstellte, sie wurden zugleich eine sprudelnde Einnahmequelle.

Das Leben der Lyells, die kinderlos blieben, war neben den gesellschaftlichen Kontakten geprägt von Charles' Schreibtätigkeit und vielen gemeinsamen Exkursionen, u.a. nach Frankreich, Italien, Deutschland, Skandinavien und den Kanarischen Inseln. 1841 reisten sie für 13 Monate in die USA und nach Kanada; es war der erste von insgesamt vier Nordamerika-Aufenthalten. Lyell war überall gefragt. Am Lowell-Institut in Boston mußte er seine Vorlesung wiederholen. Obwohl vorab Eintrittskarten ausgegeben worden waren, war der Andrang so gewaltig, daß nur durch eine weitere Veranstaltung die Zuhörerzahl auf jeweils 1500 beschränkt werden konnte. Lyell war von den gewaltigen Investitionen in die Wissenschaft beeindruckt. Im Gegensatz zu England ließ man in den USA das Geld Forschern zukommen und steckte es nicht in Prunkbauten.

Die Lyells gehörten der Intelligenzija Londons an. Es war der ideale Platz, um in Tuchfühlung zur wissenschaftlichen und gesellschaftlichen Elite zu bleiben. Lyell traf sich auch mit dem Prinzgemahl Albert, der sich sehr für die Naturwissenschaften interessierte. Als Lyell die Königin Victoria im Jahr 1863, zwei Jahre nach dem Tod von Albert, besuchte, hatte diese bereits in *Antiquity of Man* gelesen und unterhielt sich darüber angeregt mit ihm. Lyell nahm bis an sein Lebensende lebhaft Anteil am Fortgang der Geologie. Daß er seine eigenen Anschauungen revidierte, wenn er sie für überholt hielt, war seinem Ansehen auf Dauer förderlich.

Band I
Kapitel
1 Definition von Geologie und Abgrenzung gegen andere Disziplinen
2-5 Geschichte der Geologie
6-8 Klimaänderungen in der Erdvergangenheit
9 Kritik an der progressiven Entwicklung des Lebens
10-12 Erodierende Wirkung fließenden Wassers
13-14 Ablagerungen
15-16 Erodierende Wirkungen von Meeresströmungen und Gezeiten
17 Sedimentation in Meeresbecken
18-22 Vulkanische Erscheinungen
23-26 Erdbeben und deren Auswirkungen

Band II
1 Kritik an Lamarck
2-4 Beständigkeit der Arten
5-7 Geographische Ausbreitung der Arten
8-10 Biologisches Gleichgewicht; Veränderungen durch das Einwandern neuer Arten; anthropogene Einflüsse, Wandel durch geologische und klimatische Veränderungen
11 Aussterben von Arten und die Frage, ob sich neue Arten aus alten entwickeln können
12-13 Einfluß der Vegetationsdecke; Entstehung von Torf und darin enthaltene Fossilien
14-17 Einbettung von Organismen in jungen Ablagerungen
18 Bildung von Korallenriffen

Band III
12-seitiges Vorwort
1 Überleitung aus ersten Bänden; Betonung der Untersuchung gegenwärtiger Prozesse
2-4 Unterscheidung der Formationen; relative Altersbeziehungen
5 Gliederung des Tertiärs
6-8 Gliederung des Neueren Pliozäns
9-11 Neueres Pliozän
12-14 Älteres Pliozän
15-16 Miozän
17-20 Eozän
21-22 Abtragung des Weald
23 Ältere Formationen
24 Alter der Gebirge
25-26 Klassifizierung und Entstehungsalter der sog. primären Gesteine
Anhang: Die Schichtenfolge in Europa, Liste der von Deshayes bestimmten fossilen Muscheln, Glossar

Tab. 1: Inhalt der Principles of Geology *in Stichworten. Aus der Kapitelfolge läßt sich ablesen, wie Lyell versucht hat, seine Theorie zu entwickeln. In späteren Auflagen wurden die Kapitel überarbeitet und umgestellt.*

Lyells „Principles"

Vor dem Erscheinen der *Principles* hatte Lyell bereits acht Fachartikel über Geologie verfaßt und drei Übersichtsartikel für den Quarterly Review geschrieben. Die *Principles* sollten anfangs ein kurzes Lehrbuch darüber werden, wie Geologie zu betreiben sei, entwickelten sich dann aber zu einem

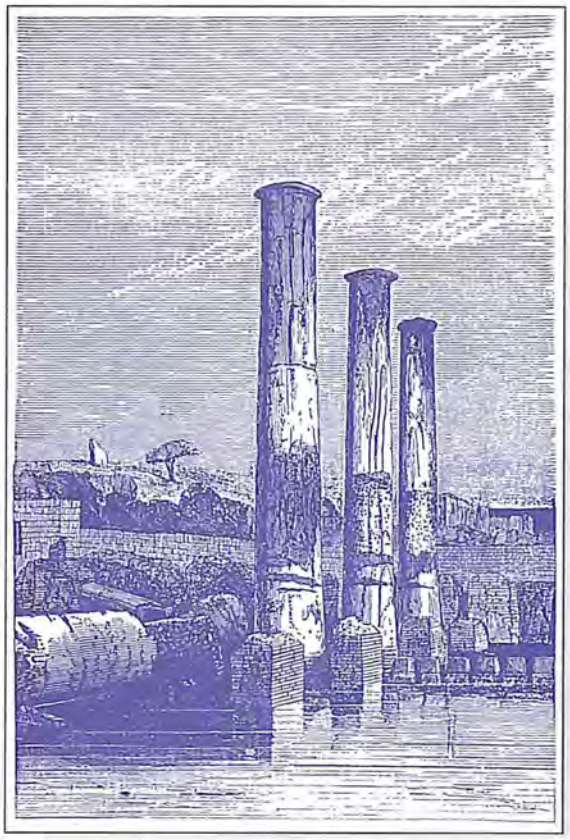


Abb. 2: Das Frontispiz zum ersten Band der Principles. *Die drei Säulen auf einem Marktplatz aus dem 2. Jahrhundert v. Chr. bei Pozzuoli (Neapel, Italien), die früher als der Serapistempel angesehen wurden. Nach der Römerzeit war die Gegend unter den Meeresspiegel gesunken, was an den Bohrlöchern mariner Organismen zu erkennen ist. Seit 1502 hatte sich der Landstrich infolge vulkanischer Aktivität und Erdbeben wieder gehoben, 1538 sogar um 7 Meter binnen 2 Tagen (Geology 21, 1993, S. 239-242). Lyell konnte damit die Geschwindigkeit (Veränderungsrate) geologischer Prozesse verdeutlichen (aus: Principles Bd. 1, 11. Aufl. 1873).*

großen Projekt. Der erste Band erschien 1830, eine erste Fassung hatte Lyell nach eigenen Aussagen schon 1827 eingereicht, sah sich aber nach seinem Frankreich/Italien-Aufenthalt zu einer gründlichen Überarbeitung veranlaßt. Der zweite Band wurde 1832 herausgegeben, nachdem sich Lyell wegen des Umfanges zu einer Teilung entschlossen hatte. Die *Principles* wurden von Fachkollegen wie wissenschaftlich Interessierten begierig aufgenommen, so daß noch vor Erscheinen des dritten Bandes 1833 die zweite Ausgabe von Band 1 und 2 fällig wurde. Die *Principles* erlebten insgesamt 11 Auflagen (siehe Tab. 1).

Eingebettet in die Schilderungen geologischer und biologischer Beobachtungen, enthielten die *Principles* Lyells ureigenste Vorstellung der Erdgeschichte, die in diesem Beitrag näher betrachtet werden soll. Dagegen wurden die *Elements of Geology* zu dem, was man ein klassisches Lehrwerk nennt. Sie waren gewissermaßen ein Kompendium der *Principles*, aber ohne deren theoretischen Überbau. Durch die ständige Überarbeitung der *Principles* und der *Elements* wurde Lyells ursprüngliches Ziel mit der Zeit verwischt; die heute befremdlich wirkenden Passagen in der ersten Auflage der *Principles* gerieten somit in Vergessenheit.

Die Berichte von den USA-Reisen: *Travels to North America*, in denen sich auch viele gesellschaftspolitische Betrachtungen finden, zeugen eher von der Absicht, die Reisekasse nachträglich wieder zu füllen. Lyells erste Reaktion auf Darwins *Origin of Species* war *Antiquity of Man* (1863). Er hatte einige Jahre lang Ablagerungen studiert, in denen fossile Menschen oder Artefakte gefunden worden waren und akzeptierte nun ein höheres Alter der Menschheit.

Die geologische Geschichtsschreibung in den „Principles"

Lyell nähert sich der Darstellung seiner Erdtheorie in den *Principles* auf Umwegen, zuerst erläutert er die Entwicklung des Fachgebiets bis hin zu seiner Zeit. Einer chronologischen Gliederung folgend beginnt er mit einem Rückblick auf die seit Jahrtausenden gehegten geologischen Vorstellungen. Zunächst werden die Beiträge oder Kosmogonien der Ägypter, Griechen und Römer behandelt. Den arabischen Schreibern des 10. Jahrhunderts folgen die Anfänge geologischer Überlegungen in Europa ab dem 16. Jahrhundert. Einen Schwerpunkt in Lyells Zusammenfassung bilden die italienischen Autoren des 17. und 18. Jahrhunderts. Seine Vertrautheit mit der italienschen Sprache führte zur Ansicht, Lyell habe die entsprechenden Arbeiten gründlich studiert (so BAILEY 1962, S. 82). Doch läßt sich zeigen, daß er sich überwiegend an eine 1817 erschienene Arbeit von Brocchi gehalten hat, ohne seine Quelle deutlich zu würdigen. Brocchi hatte die alten Texte bereits gemäß seiner von Werner geprägten Sicht gefiltert; Lyell reinterpretierte Brocchis Arbeit nun, um den negativen Einfluß von Kosmogonien darzustellen (MCCARTNEY 1976). Die Beschreibungen sind mit subtilen Wertungen durchsetzt und zeichnen oft ein falsches Bild von früheren Forschern, so daß Lyell selbst als Quelle unzuverlässig ist. MCCARTNEY (1976) hebt allerdings hervor, daß Brocchis und Lyells Arbeiten das Selbstbewußtsein der aufkeimenden Geologie widerspiegeln; man fühlte sich früheren Ansichten weit überlegen.

Aus Lyells Darstellung seien zwei Punkte herausgegriffen, die für seine Absicht von größter Bedeutung sind: Zum einen die ungewöhnlich scharfe Kritik an A.G. Werner im vierten Kapitel, zum anderen das Plädoyer für den langen geologischen Zeithorizont. Werner (1749-1817) hatte nahezu alle Gesteine als Ausscheidungen aus einem Urozean angesehen, darunter auch die Granite und Basalte. Ohne Werners Konzeption im einzelnen zu beschreiben wird ihr Wert für null und nichtig erklärt, indem Werners Qualifikation in Frage gestellt wird. Werner wird auf die Anklagebank gesetzt und bekommt als moralisch-wissenschaftlichen Maßstab James Hutton vorgehalten. OSPOVAT (1976) sieht vier „Anklagepunkte":

1. Werner habe eine Abneigung gegen das Schreiben gehabt. Selbstverständlich hat dies nichts mit der Bedeutung der Theorie selbst zu tun. Tatsächlich hat Werner keine Gesamtschau seiner Theorie publiziert, man mußte sich an die Berichte seiner Studenten halten. Doch ist damit nichts über seine Haltung zum Schreiben an sich gesagt. Werner mußte für die Bergbehörde Tausende von Seiten an Berichten schreiben, was ihn sicher beschlagnahmt hat. Er hinterließ viele unvollendete Manu-

skripte. James Hutton dagegen hinterließ zwar einige Werke, doch sah sich sein Biograph Playfair schon bald zu einer komprimierten Fassung genötigt, um Huttons Gedanken verständlich zu machen.[7]

2. Werner sei kaum gereist. Um eine Erdtheorie von globaler Gültigkeit zu entwickeln, sind Kenntnisse der unterschiedlichen geologischen Verhältnisse in vielen Ländern unerläßlich. Werners Frevel bestand also darin, seine beschränkte Geologie Sachsens der gesamten Welt übergestülpt zu haben. Gerade in diesem Punkt wirkt der Vergleich mit Hutton verfehlt, denn dieser hatte seine plutonistische Deutung nicht im Gelände entwickelt, sondern er ist ins Gelände gegangen, um seine vorgefaßte Meinung zu bestätigen (siehe auch FRITZSCHE 1997). Viele seiner Vorstellungen gründeten auf Reiseberichten anderer Forscher. Kurios an diesem Argument ist u.a. die Implikation, Hutton könne durch Lesen von Reiseberichten lernen, Werner jedoch nicht.

3. Werner habe eine Art Zwiebelschalen-Modell vertreten (der Vergleich mit der Zwiebel wurde erst später gezogen). Die verschiedenen Schichten seien jeweils gleichzeitig rund um den Globus ausgefallen. Dies ist eine starke Vereinfachung von Werners Modell, das den Lesern im übrigen vorenthalten wird (im zweiten Band, wo sich Lyell mit Lamarck auseinandersetzt, betont er, daß es wichtig sei, die Theorien anderer Forscher gründlich darzustellen!).

4. Werner habe die Entwicklung der Geologie behindert, ja sie habe sich unter seinem Einfluß sogar zurückentwickelt. Diese Auffassung läßt sich durch nichts begründen, niemand kann sagen, wie sich die Geologie ohne Werner entwickelt hätte. Sicherlich hat der Neptunismus die Forschung stimuliert, und sei es nur, um ihn zu widerlegen. Der Neptunismus war die erste geologische Leittheorie, mit der die inzwischen sehr gewachsene Datenmenge geordnet werden konnte. Vielleicht waren Werners doktrinäre Vorstellungen sogar das Beste, was der Geologie in dieser Phase widerfahren konnte.

Zwar wird Werner von Lyell nicht bezichtigt, ein „mosaischer" Geologe zu sein, doch wurden nach seiner Darstellung ebenjene Geologen als solche angesehen, die den Neptunismus nur allzu bereitwillig übernahmen. Daraus erklärt sich die bis in jüngere Lehrbücher hinein zu findende irrige Meinung, Werner sei noch im biblischen Glauben gefangen gewesen, überzeugt von einer jungen Erde, und sein Urozean die Wassermassen des zweiten Schöpfungstages oder der Sintflut.[8] Lyell verschweigt, daß sich bereits zu Werners Lebzeiten einige seiner Schüler von ihm lossagten, stattdessen erklärt er, sie hätten die Lehren ihres Meisters kritiklos übernommen. Die spätere Bedeutung von Werners Schülern als Gelehrte wird nahezu ausgeblendet. Die Anschuldigungen gegen Werner wirken derart übertrieben, daß sich mehr als nur

Abb. 3: Der Monte Nuevo, ein über 100 Meter hoher Vulkankegel in der Nähe von Pozzuoli (Neapel, Italien), war 1538 innerhalb weniger Tage aufgeschüttet worden. Lyell diente er als Illustration für die heute beobachtbaren Prozesse: Nach seiner Sicht waren die gleichen Prozesse – und nur diese – aktiv, als die älteren Vulkanbauten erzeugt wurden (aus: Principles Bd. 1, 11. Aufl. 1873, S. 608).

fachliche Einwände dahinter verbergen müssen. Werner war im Jahr 1817 gestorben und die wissenschaftliche Reputation seiner Schüler nicht antastbar. Somit eignete sich Werner hervorragend als Prügelknabe, um den aktiven Katastrophisten, sprich den engen Kollegen Lyells, die uniformistischen Konsequenzen schmackhaft zu machen. Einer direkten Konfrontation mit seinen Freunden konnte Lyell somit teilweise aus dem Weg gehen.

Der Attacke gegen Werner folgt das Werben um die Verinnerlichung des geologischen Zeithorizontes. Kapitel 5 der *Principles* beginnt mit der Überschrift: „Übersicht über die Gründe, die den Fortschritt der Geologie verzögert haben". Lyell geht jetzt daran, ältere Erdtheorien mit nach seiner Meinung aktuellen Mißverständnissen zu koppeln. Früher hatten die Menschen Erdbeben, Vulkanausbrüche oder die Annäherung eines Kometen als Wunder angesehen. Das Weltgeschehen wurde von Dämonen, Geistern und Hexen bestimmt. Nur langsam setzte sich eine rationalere Betrachtung der Natur durch. Die frühen Geologen hatten durchaus passable Beschreibungen geliefert. Richtig hatten sie erkannt, daß die heutigen Prozesse festen Gesetzen folgten, doch ein junges Schöpfungsdatum zwang sie zu katastrophischen Deutungen, womit sich die Geologie nach Ansicht Lyells nicht entwickeln konnte.

In welche Zwickmühle führt nach Lyell die Vorstellung von einer jungen Erde? Dies erläutert er anhand eines archäologischen Vergleichs. Angenommen, nach herrschender Doktrin wären Altertumsforscher fest davon überzeugt, im Nildelta keine Spuren menschlicher Kultur zu finden, die vor das 19. Jahrhundert datierten. Eine Expedition stieße nun auf Monumente, Obelisken und Pyramiden. Wie würde man sie interpretieren? Da nicht sein kann, was nicht sein darf, würde man sie übernatürlichen Kräften zuordnen, vielleicht gar den ägyptischen Gottheiten. Als nächstes würde man Mumien entdecken und wäre in weiteren Erklärungsnöten. Diejenigen, die nicht Augenzeugen dieser Entdeckungen wären, würden neue Theorien entwickeln, um ihre einmal festgefahrenen Überzeugungen zu verteidigen. Die Mumien seien niemals Menschen gewesen, so würde man behaupten, sondern durch eine plastische Kraft im Erdinnern geformt worden; oder sie wären Reste einer noch unvollkommenen Schöpfung. Vielleicht

Geologische Zeit

Uniformitarismus und die Vorstellung unermeßlicher Zeiträume gehen Hand in Hand. Aussagen über die geologischen Zeiträume waren damals praktisch unmöglich, und darum finden sich in Lyells Publikationen nur Andeutungen. Aus den Vorlesungsskripten und Briefen geht hervor, daß er sich dennoch um Schätzungen bemüht hat (TASCH 1977). Aus dem Vulkanbau des Ätna schloß er auf ein Alter von 60.000-70.000 Jahren. Die Eiszeit begann nach seinen Überlegungen vor geologisch relativ kurzer Zeit; er veranschlagte den Beginn auf rund 1 Million Jahre vor heute. Dieser Wert hängt mit Lyells Vorstellung der biologischen Veränderungsrate zusammen. Da die rezenten Mollusken mit denen aus früheren Ablagerungen fast identisch sind, konnte nicht so viel Zeit verstrichen sein. Für die großen Einschnitte im Fossilbefund, die er mit dem Begriff „revolutions" belegte, veranschlagte er rund 20 Millionen Jahre, wobei er eine Aussterberate von einer Spezies pro Jahr annahm.

Rechnet man Lyells Konzeption hoch, so begann das Kambrium nach seiner Schätzung vor rund 240 Millionen Jahren, der heute allgemein angenomme Wert ist 570 Millionen Jahre (TASCH 1977). Die Abweichung ist erstaunlich gering, kann aber nur als zufällig betrachtet werden. Zeiträume von vielen Millionen Jahren nahmen auch die meisten von Lyells Kollegen an. Wovon Lyell sie vor allem überzeugen wollte, waren die Folgen: Katastrophale Prozesse zur Erklärung der Erdvergangenheit sind angesichts des immensen Zeitbudgets überflüssig. Warum gewaltige Umwälzungen annehmen, wenn es die allmähliche Wirkung alltäglicher Prozesse auch tut? Dieses Konzept hat sich den folgenden Generationen eingeprägt und lange Zeit eine gedankliche Sperre gegen jede nur etwas überdimensionierte geologische „Katastrophe" gebildet.

seien sie gar ein zukünftiges Geschlecht, das noch ins Leben gerufen werden soll. Und selbst wenn man ältere Kulturen schließlich akzeptieren würde, hätte man immer noch kein klares Bild von den inzwischen vergangenen Zeiträumen. Man würde die geschichtlichen Ereignisse als eng aufeinanderfolgend betrachten, Kulturen hätten sich rasch entwickelt, Armeen und Flotten seien versammelt worden, und dies alles nur, um in rascher Folge wieder zerstört zu werden. Solch eine Vorstellung von der Menschheitsgeschichte sei unglaubwürdig, und – das will Lyell sagen – von der Erdgeschichte nicht minder.

Lyell liefert hier ein Meisterstück suggestiver Argumentation; CANNON (1976) nennt es schlicht Propaganda. Verständlich, daß seine sprachliche Gewandtheit dank seiner Ausbildung zum Juristen von seinen Kontrahenten resignierend zur Kenntnis genommen wurde. Auch wenn die Strategie von seinen Kollegen zweifellos durchschaut wurde, wie sollten sie widersprechen? War Widerspruch nicht mit dem Bekenntnis identisch, daß man ins Lager der die Geologie behindernden Kräfte gehörte? Dennoch waren die anderen Geologen nicht bereit, zu Statisten Lyellscher Historiographie zu werden. Den langen geologischen Zeiträumen hatte man ohnehin meist zugestimmt, doch den mit Katastrophismus bezeichneten Deutungsrahmen hielt man fachlich für begründet.

Lyell mochte unter seiner großen Leserschaft Anhänger finden, die meisten Geologen blieben reserviert. Doch mit der Zeit wandelte sich das Bild. Lyells Geschichtsdarstellung wurde von anderen Autoren als Quelle genutzt, so von V. ZITTEL (1899) und GEIKIE (1897/1905), der viele Aussagen noch steigerte. Die Darstellung A.G. Werners wurde übernommen, ebenso die tragende Rolle, die Lyell sich selbst zugeschrieben hatte. Dabei wurde zumeist übersehen, daß Lyells Geschichtsschreibung dem Zweck diente, seine geologische Theorie zu begründen, die in ihrer Gesamtheit nicht minder bizarr anmutete wie die von ihm so vehement angegriffenen Kosmogonien. Die Kernaussagen dieser Theorie lassen sich in den Uniformitarismus, den Zeitkreis und die Haltung gegenüber der biologischen Evolution unterteilen und werden im folgenden näher behandelt.

Der Uniformitarismus

Lyell sprach von der Uniformität in der Natur, eine Sichtweise, für die Whewell den Begriff Uniformitarismus prägte und der Lehre vom Katastrophismus gegenüberstellte. Die Argumentation Lyells läßt sich in zwei Aussagen spalten (GOULD 1992):

1. Die Ereignisse der geologischen Vergangenheit lassen sich mit den heute erkenn- und erforschbaren Ereignissen beschreiben, sie waren von gleicher Art. Diese methodologische Uniformität postuliert die Konstanz der Naturgesetze und ist die allgemeine Arbeitsgrundlage in den Naturwissenschaften.

2. Die Ereignisse liefen mit den Geschwindigkeiten ab, die wir heute beobachten, sie waren demnach von gleicher Intensität.

Lyell meinte tatsächlich *alle* Ereignisse, wobei er einschränkend einräumte, daß viele noch unbekannt seien. Eine derartige Konzeption versprach dem Forscher einen hohen Erkenntnisgewinn: Man untersuche die rezenten Prozesse nur gründlich genug, so erschließt sich Vergangenes! Sogar vorsichtige Vorhersagen über zukünftige Ereignisse seien möglich, meinte Lyell, aber nur, wenn sie den einmal erkannten Regeln gehorchten, die für die Vergangenheit erforscht worden waren.

Lyell vermischte beide Bedeutungen von Art und Intensität geschickt. Aus den Prozessen, die wir heute beobachten können, folgte zwangsläufig, daß deren Geschwindigkeit gewissermaßen die Obergrenze des erlaubten Deutungsrahmens bildet. Deshalb auch die ausführliche Beschreibung von Überschwemmungen und Vulkanausbrüchen in Band 1 der *Principles*: Je „katastrophischer" Lyell argumentieren konnte, desto schwieriger wurde es für die Katastrophisten, ihre Lehre zu verteidigen. Episodischen Ereignisssen mit verheerenden Ausmaßen stimmte er zu, doch waren diese lokal beschränkt und traten wiederholt auf. Keiner der

bekannten Vulkane war mit einem Mal entstanden, keine Landhebung erfolgte in einem einzigen ruckartigen Ereignis.

Lyells *Principles* waren weder im herkömmlichen Sinne Lehrbuch noch eine Zusammenstellung des bis dahin gesammelten geologischen Wissens. Mit der Bezeichnung „Prinzipien" waren tatsächlich Gesetze gemeint, nach denen die Geologie funktioniert (RUDWICK 1990), und der gelernte Rechtsanwalt Charles Lyell vertrat sie in einem exzellenten und voluminösen Plädoyer. Aus vielen Passagen tritt ein atemberaubender Anspruch: Lyell definierte mit der Uniformität der Natur, was als „wissenschaftlich" gelten darf.

Lyells Kollegen konnten dieser uniformitaristischen Sicht nicht folgen. Praktisch die gesamte Elite britischer Geologie wie Murchison, Sedgwick, Buckland, De la Beche[9] oder Whewell widersprach ihm. Ohne Zweifel nahmen sie Lyell ernst, sonst wäre er einfach übergangen worden. Denn Lyells Methodik war im Grunde nicht neu, sie unterschied sich ja oft nur in Nuancen von der allgemein praktizierten Arbeitsweise. Als Maß für die geringe Anerkennung Lyells mag sein Einfluß im Ausland gelten. In Frankreich wurde Murchison als der führende Geologe Britanniens angesehen. Von den 8 Mitgliedern der Akademie war nur Prévost ein Anhänger Lyells. Lyell gründete keine „Schule"; erst mit der Zeit kamen seine Gedanken zum Tragen.

William Whewell (1794-1866), der in Astronomie, Geologie und Philosophie gleichermaßen beschlagen war, verwies auf die Beschränkungen, die sich aus dieser uniformitaristischen Herangehensweise ergaben. Würden nur bereits erkannte Prozesse als Erklärung zugelassen, wie hätte beispielsweise Newton je zum Gravitationsgesetz finden können? Er hätte sich nur im Erklärungsfeld seiner Vorgänger bewegen können, sprich: wissenschaftlicher Fortschritt wäre gar nicht möglich. Und Whewell greift Lyells Theorie in einem weiteren zentralen Punkt an: Unser menschlicher Erfahrungshorizont ist viel zu kurz, um mit Sicherheit auf alle Ereignisse in der geologischen Vergangenheit schließen zu können. Anstelle der summarischen Wirkung kleiner Veränderungen über unermeßliche Zeiträume hinweg könnten genausogut Kräfte (force) am Werk sein (WHEWELL 1872). Wir erleben diese zur Zeit zwar nicht, doch dürfen wir aus den aufgefalteten Gebirgen und versetzten Gesteinsschichten auf sie schließen. Whewell war wie viele andere davon überzeugt, daß die Gesteine zumindest punktuell Zeugnis von einer früher andersartigen Welt geben[10].

Lyell und der Zeitkreis

Was die Zeitgenossen Lyells überraschte und folgenden Generationen meist verborgen blieb, war seine im Grunde zyklische Erdhistorie, also eine Steady-State-Theorie nach heutigem Verständnis. Damit stand er im Widerspruch zu allem, was die Forscher in den vergangenen Jahrzehnten herausgefunden hatten. Eine gerichtete Erdgeschichte folgte für Lyells Zeitgenossen aus mehreren Beobachtungen. Zum einen sahen sie einen Wandel in den fossilen Überresten von fremdartigen Organismen in den ältesten Schichten bis hin zu Lebensformen, die den modernen glichen, in den jüngeren Ablagerungen. Zweites Indiz waren die klimatischen Veränderungen, von denen die fossilen Reste zeugten. Die älteren Fossilien sprachen für tropische Verhältnisse, die jüngeren eher für ein kühles Klima. Es mußte eine irgendwie geartete chronologische Folge geben. Dies alles war Lyell sehr wohl bekannt, er mußte die gleichen Befunde anders deuten.

Als einen Vorläufer seiner Gedanken wählte er James Hutton. Doch hatte sich inzwischen ein Wandel vollzogen: In dem halben Jahrhundert zwischen Hutton und Lyell war der Bruch mit den spekulativen Erdtheorien erfolgt, tatsächlich so, wie Lyell es seinen Lesern darstellt. Die Geologie hatte sich von der Physik, Mineralogie und Kosmogonie gelöst, und die historische Methodik übernommen. Huttons Verhältnis zur Geschichte war gespalten, sein ahistorisches „... kein Anzeichen eines Anfangs, kein Hinweis auf ein Ende ..." galt als überholt. Lyell wollte genau diese Aussage wiederbeleben, ohne allzu stark auf Hutton zu deuten. Damit wird sein Argumentationsweg klar. Die Aufarbeitung der Geschichte soll die Leser darauf vorbereiten, daß nun etwas ganz Neues kommt, eine gereifte Theorie, seine Theorie, die sich trotz der Gründe, die den Fortgang des Faches verzögert haben, durchsetzen konnte.

Doch reichte die Historiographie alleine nicht aus. Lyell stellt in den Kapiteln 6-8 zunächst noch seine Klimatheorie vor. Vereinfacht läßt sie sich so beschreiben: Es hat wärmere und kältere Phasen gegeben, insgesamt aber bewegt sich alles um ein Mittel. Die Progressionisten gingen von einer stetigen Abkühlung der Erde aus – doch was wissen wir schon von der thermischen Entwicklung der Erde? Daß aber die Verteilung der Kontinente auf dem Globus einen Einfluß auf das Klima hat, ist uns bekannt (v. Humboldt hatte auf Karten die Isothermen eingetragen). Wir sollten am besten nur uns Bekanntes zur Erklärung heranziehen.

Welche Arten wo anzutreffen sind, war danach eine Frage des Klimas. Für Lyell war jede Klasse von Pflanzen und Tieren irgendwo auf der Erde vorhanden. Welche Arten jeweils dominierten und dann auch mit unterschiedlicher Wahrscheinlichkeit als Fossilien aufzufinden waren, hing von den Umweltbedingungen ab, war also eine Adaptation an die geographischen Verhältnisse (BARTHOLOMEW 1976). Da sich die Bedingungen langsam änderten, veränderte sich auch die jeweilige Komposition der Flora und Fauna. Bei Lyell war die Erde ständig in Bewe-

Lyell und die christliche Religion

Am besten hat vielleicht Darwin (1873) die Wirkung Lyells umschrieben. Seinem Sohn George, der einen religionskritischen Artikel veröffentlichen wollte, empfahl er Lyell als Vorbild: Indem er [Lyell] niemals ein Wort gegen die Bibel sagte, habe er den Glauben an die Sintflut etc. weitaus nachhaltiger erschüttert, als wenn er diesen direkt angegriffen hätte (DESMOND & MOORE 1994, S. 678). Daß damit Lyells Absicht treffend charakterisiert ist, läßt sich einem seiner Briefe an Scrope vom Juni 1830 entnehmen. Darin erklärt er seine Entschlossenheit, die Wissenschaft von Mose zu befreien (BAILEY 1962, S. 77-78). Seine Reaktionen blieben stets scharf, wenn Dogma oder kirchliche Autorität das Denken bestimmten.

Es wäre aber falsch, Lyell als Antikleriker zu bezeichnen. Er besuchte mit seiner Frau regelmäßig den Gottesdienst. Besonders die Freimütigkeit und das bunte Spektrum an Religiosität in den USA beeindruckten ihn. Seine besondere Anerkennung galt den Predigern, die trotz Verbotes die Sklaven zum Lesen der Bibel aufforderten (BAILEY 1962, S. 164). Die Minderwertigkeit bestimmter menschlicher Rassen, auch von „Christen" zur Verteidigung der Sklaverei vertreten, paßten nicht in sein Menschenbild. Im amerikanischen Bürgerkrieg ergriff Lyell folglich Partei für die Nordstaaten, während z.B. Murchison und Sedgwick mit den Südstaaten sympathisierten.

Lyell hat ein glückliches Leben geführt und fand als Forscher Anerkennung. Erst die beiden letzten Jahre waren für ihn beschwerlich. Seine 12 Jahre jüngere Frau war 1873 plötzlich an Grippe gestorben, ein Verlust, mit dem er nie gerechnet hatte. Seine Augen hatten ihm zeitlebens Schwierigkeiten bereitet, zuletzt war er praktisch erblindet. Darwin empfand Mitleid für Lyells Situation. Blind und ohne seine Frau würde auch ihn das Problem des Danach „mitten in der Nacht mit schmerzhafter Gewalt überfallen" (aus DESMOND & MOORE 1994, S. 688).

gung, sie spielte aber nur „einen kleinen Teil ihrer möglichen Akte durch" (GOULD 1992, S. 189).

Lyells Sicht mündete schließlich in die Aussage über die Wiederkehr des Ichthyosauriers: „Dann mögen jene Gattungen von Tieren wiederkehren, deren Denkmäler in den alten Gesteinen unserer Kontinente erhalten sind. Der gewaltige Iguanodon mag wieder in den Wäldern erscheinen und der Ichthyosaurier im Meer, während der Pterodactylus wieder durch die schattigen Haine der Riesenfarne huscht." (*Principles* Bd. I, S. 123)

Der Zeitkreis wurde von Whewell erkannt, der Lyell vorwarf, eine Erzählung von ständig wiederkehrenden Zyklen der Veränderung in den Schichten zu lesen und offenbar vergäße, daß die geologische Folge, so lang und rätselhaft sie auch sei, doch einen Anfang habe (nach ALBRITTON 1980, S. 147). Vielleicht hielt Lyell die Geschlossenheit seines geologisch-biologischen Konzeptes selbst für nicht ganz überzeugend. Doch es war erforderlich, weil er nur so sein nichtevolutionäres Weltbild verpacken konnte.

Lyell, Darwin und die Evolution

Charles Darwin begab sich im Dezember 1831 als junger Forscher an Bord der *Beagle*. Im Gepäck hatte er den ersten Band von Lyells *Principles*, eine Lektüre, die ihn nach seinen Worten mehr zur Selektionstheorie beeinflußt hat als jedes andere Werk. In Montevideo erhielt er Ende 1832 mit der Post den zweiten Band der *Principles*. Seine geologischen Beobachtungen in den nächsten Jahren erfolgten durch die Augen Lyells.

Auch Lyell lernte Darwin früh schätzen. Die Fachwelt war von Darwins Berichten und den eintreffenden Sammlungen beeindruckt. Lyell äußerte gegenüber Sedwick, wie „sehnsüchtig er auf Darwin warte". Die indirekt geknüpfte Verbindung entwickelte sich nach Darwins Rückkehr rasch zu einer persönlichen Freundschaft. Diese hielt auch noch nach der Publikation von *Origin of Species* an, obwohl Darwin zunehmend schärfer auf Lyells zögerliche Haltung zur Evolution reagierte.

Die von Lyell eröffneten Zeiträume, die beschriebenen graduellen geologischen Veränderungen und der Einfluß der Landmassen auf das Klima waren der Nährboden, auf dem die evolutionären Gedanken von Darwin, Hooker, Wallace, Huxley und anderen gedeihten. Die Spekulationen in den *Principles* über die Beständigkeit der Spezies und die Ursachen des Wechsels im Fossilbefund lenkten die Gedanken der Leser dicht an die Transmutation (der damals gebräuchliche Begriff für die stammesgeschichtliche Evolution). Doch Lyell hatte gar nicht die Absicht, der Transmutation auf die Sprünge zu helfen; seine *Principles* sind vielmehr ein anti-evolutionäres Werk, mit einer deutlichen teleologischen Botschaft.

Dabei war Lyell anfangs noch Direktionalist. Doch im Jahr 1827 muß sich seine Meinung grundlegend gewandelt haben, sehr wahrscheinlich nach der Lektüre Lamarcks. Konsequent durchdacht würde die Abstammungslehre doch bedeuten, der Mensch stamme vom Orang-Utan ab. Schon damit brachte Lyell zum Ausdruck, was er in den folgenden Jahrzehnten behaupten sollte: Der Mensch hat im Erdgeschehen eine Sonderrolle, seine intellektuellen und moralischen Fähigkeiten heben ihn aus dem natürlichen Geschehen heraus. Auf seinen Uniformitarismus bezogen hieß dies: die Entwicklung des Menschen läßt sich mit keinem heute ablaufenden Prozeß beschreiben, sie fällt also in einen Bereich, der außerhalb des Wissenschaftlichen liegt.

Die Progression zu befürworten hätte für ihn gehießen, zuletzt doch zu naturalistischen Erklärungen zu kommen, eine Entwicklung, die er richtig einschätzte (BARTHOLOMEW 1973). Um diese Gefahr abzuwenden, wendet er sich gegen die Transmutation und Progression des Lebens. Es galt nachzuweisen, daß „... die Spezies tatsächlich in der Natur existieren, und jede zum Zeitpunkt ihrer Erschaffung mit den Eigenschaften und in der Organisation ausgestattet wurde, die man jetzt unterscheiden kann" (*Principles* Bd. 2, S. 65).

Die von den Vertretern der Transmutation wahrgenommene Verwischung der Artgrenzen hinter-

fragt er zu Beginn des 2. Bandes der *Principles*. Er hält einen Artenwandel in historischer Zeit für nicht nachweisbar. Beispielsweise waren die Reste der in ägyptischen Gräbern gefundenen Haustiere, die vor rund 3000 Jahren lebten, mit den modernen identisch. Domestikation dafür geeigneter Tiere war möglich, bei anderen funktionierte es nicht. Die behauptete Abstammung der Hunde von den Wölfen sei fraglich, zumindest hätten sich verwilderte Hunde nicht wieder zu Wölfen umgewandelt. Lyell, der von Kindheit an mit der Biologie vertraut war, hatte keine Schwierigkeiten, auf diesem Terrain zu argumentieren.

Für Lyell war die Spezies eine begrenzte Einheit, die, den Umwelteinflüssen ausgesetzt, irgendwann unterging (Coleman 1962). Solange die äußeren Bedingungen stabil blieben, würden die einheimischen Arten fremde Arten zurückdrängen können, weil sie besser angepaßt seien (pre-occupation). Änderten sich die Umweltbedingungen, würde der Lebensraum von den Arten bevölkert werden, die dafür geschaffen waren. Keinesfalls würde es den ursprünglich einheimischen Arten gelingen, sich den neuen Verhältnissen durch strukturelle Veränderungen anzupassen.

Lyells Gliederung des Tertiärs mit Hilfe fossiler Muscheln mochte wie eine progressive Folge wirken. Seine Beobachtungen in Frankreich und Italien 1828, die Untersuchungen von Jules Desnoyers und Paul Deshayes (beide Forscher hat er aufgesucht) faßte er zu einer Statistik zusammen, die das sich wandelnde Verhältnis ausgestorbener zu noch lebenden Mollusken wiedergab (Wilson 1967, 1980). In den jüngsten Ablagerungen fanden sich unter den fossilen Mollusken am wenigsten ausgestorbene Arten (Rudwick 1978). Die ausgegrenzten Einheiten nannte er Eozän, Miozän und Paläozän; diese Begriffe sind noch heute gebräuchlich, auch wenn das Tertiär später erweitert wurde. Lyell wollte neben seinem Speziesbegriff vor allem aufzeigen, daß die Ablagerungen des Tertiärs keine ungewöhnlichen Bildungsbedingungen bezeugen. Dies hatte Cuvier behauptet.

Die tendenziöse Geschichtsschreibung Lyells wird hierdurch noch um einen Aspekt reicher. Erinnerte sein Konzept doch sehr an die seit altersher gehegte Vorstellung von der Permanenz des Geschaffenen. Die Ablehnung der Transmutation wurde mit der Absage an eine gerichtete Erdgeschichte erkauft. Indem Lyell scharfe Töne gegen Werner und dessen Gefolgsleute mit ihrem direktionalistischen Konzept auf lithologischer Grundlage anstimmte, lenkte er von den Ungereimtheiten seiner eigenen Theorie ab. Tatsächlich stehen Lyells Anschauungen über die herausgehobene Stellung des Menschen, den von Anfang an fertigen Tierordnungen und der Absage an eine Höherentwicklung dem Kreationismus nahe.[11] Die Sonderstellung des Menschen zu retten hieß letztlich, das christliche Weltbild zu retten. Diesen Eindruck wollte Lyell allerdings nicht erwecken, und mit seiner rigorosen Absage an kirchlichen Einfluß auf die Wissenschaft und seinem Kampf gegen die vermeintliche Kombination von geologischem Katastrophismus und Bibelglaube ist ihm das gelungen.

Darwin erweiterte den Selektionsgedanken auch auf den Menschen und die Entwicklung seiner geistigen und moralischen Fähigkeiten. Im Gegensatz zu Lyell hatte er auf seiner Weltreise die „Wilden" gesehen, die für ihn in vielerlei Hinsicht den Tieren näherstanden[12]. Lyell war durch *Origin of Species*, zu dessen Publikation er Darwin geraten hatte, in der Zwickmühle; seine Vorstellung von der Sonderrolle des Menschen, seinen moralischen Qualifikationen, war hinterfragt. Daß er seine Ablehnung von Darwins Folgerungen zögernd aufgab, geschah vor allem vor dem Hintergrund neuer Entdeckungen: fossile Reste von Menschen waren zusammen mit ausgestorbenen Säugetieren gefunden worden. Die Menschen waren also älter und die Verwandtschaft mit den Affen zeitlich gesehen zusammengerückt.

Aus Darwins Sicht war Lyell der Wissenschaftler, den er überzeugen oder „schlagen" mußte (Cannon 1976). Er hatte Lyells Theorie verinnerlicht und die graduellen geologischen Übergänge auf die Artenfrage angewendet. Darwin war sich der positiven Resonanz Lyells sicher, der dies doch als Bestätigung und Erweiterung seiner Theorie ansehen müsse. Aber darin hatte er sich getäuscht. Die zögerliche Annahme seiner Theorie durch Lyell trug er seinem Freund deshalb nach.

Lyell und der moderne Katastrophismus

Katastrophische Erklärungen begegnen uns in der modernen Geologie häufig, sie haben aber, so sagt man, nicht mehr den Hauch des Unerklärlichen und Übernatürlichen an sich, wie zur Zeit Bucklands. Der Weg bis zum „The new catastrophism" (Titel eines Buches von Ager, 1993) war jedoch weit; es bedurfte starker Indizien, um den Zwang zum graduellen Denken zu überwinden. Die herausragende Debatte der letzten Jahre ist die Frage nach den Ursachen der Massensterben im Verlauf der Erdgeschichte und ganz besonders die Auseinandersetzung um die Impakthypothese.[13] Das Zögern vieler Geologen und Paläontologen, die Auswirkungen von Meteoriteneinschlägen zu berücksichtigen, wurde von einigen Autoren scharf angegriffen.

Für Alvarez et al. (1989) ist ein überkommener Uniformitarismus des 19. Jahrhunderts Schuld an den stereotypen Einwänden vieler Geologen, ein Impakt sei zur Erklärung nicht notwendig, man solle irdische Ursachen wie Vulkanismus oder Meeresspiegelabsenkungen heranziehen. Ager (1993) sieht die Geologie seit Lyell in den Händen der Theoretiker, obwohl die Katastrophisten die besse-

ren Feldgeologen gewesen seien. Hsü (1990) beschreibt seinen langen Abnabelungsprozeß von der antikatastrophistischen Doktrin Lyells. Zugleich wird bei ihm deutlich, daß die Vorwürfe gegen Lyell selbst meist unberechtigt sind. Wenn Lyell so dargestellt wird, als habe er geologische „Katastrophen" oder episodische Ereignisse an sich geleugnet, so ist das falsch (Zenger 1986). In Lyells *Principles* klingt es nämlich anders: Im ersten und dritten Band referiert er Berichte über Erdbeben und von Vulkanausbrüchen aus den letzten Jahrhunderten. Er schildert die katastrophalen Verwüstungen und die hohen Zahlen an Todesopfern. Die zugrundeliegende Aussage ist deutlich: Wo die Katastrophisten ein einziges oder wenige Ereignisse zulassen, rechnet Lyell mit dutzenden oder hunderten kleineren Episoden. Episodische Ereignisse, unterbrochen von längeren Zeiten der Ruhe, wo sich die Menschen erneut in Krisengebieten ansiedeln, prägen die Menschheitsgeschichte und sind einziges Analogon der Erdgeschichte. Nicht viel anders drücken sich Geologen wie Ager (1993) aus.

Abschluß

Der Uniformitarismus konnte sich nicht deshalb durchsetzen, weil Lyell die anderen Geologen davon überzeugt hatte, sondern weil die aktualistische Arbeitsmethode schon längst angewandt wurde. Lyell hat das Prinzip festgeschrieben und mit vielen Beispielen unterlegt, so daß die *Principles* den Rang einer Bedienungsanleitung: Wie treibe ich Geologie... gewannen. Wenn er dennoch als Begründer des Uniformitarismus gefeiert wird, so darf er sich einen gehörigen Teil dieser Anerkennung selbst zuschreiben. Mit seiner Form der Geschichtsschreibung und -wertung hat er sich selbst in den Vordergrund geschoben. Nicht, daß er vor Selbstüberheblichkeit überschäumte wie so mancher seiner Kollegen; aber die geschickte Mischung aus teils versteckter, teils offener Kritik an seinen Vorläufern und die Bestimmtheit, mit der er entschied, was als wissenschaftlich zu gelten habe, ließen nur eine Wahl: Lyell selbst.

Mit seiner wertenden Geschichtsschreibung ging er nicht weit über das Maß hinaus, mit dem auch seine Kollegen und Kritiker ihre Theorien verfochten. Was ihn offenbar auszeichnete, war seine Art, Konflikte zu bewältigen: Gemäß seiner liberalen Gesinnung verfocht er seine Ansichten nicht verbissen oder streitsüchtig. Als ein Mann des Ausgleichs und des bedachtsamen Handelns war er allgemein beliebt. Da er früh mit den bekanntesten Forschern seiner Zeit kommunizierte, mußte er sich die Anerkennung nicht erst mühsam erarbeiten. Er führte die Auseinandersetzung von der Spitze weg, mit Eloquenz und Tüchtigkeit bestimmte er Geschwindigkeit und Richtung.

Ein maßgeblicher Grund für seinen Erfolg ist sicherlich die Breitenwirkung seiner Publikationen. Die Werke Lyells waren an eine akademische Leserschaft gerichtet. Die Geologie war damals eine gefragte Wissenschaft, und Lyell konnte und wollte sie vermitteln. Hinzu kommt sehr wahrscheinlich die Unzufriedenheit mit der seinerzeit herrschenden Doktrin. Die sog. Katastrophisten waren in Stellungen, wo sie andere bevormunden konnten. Jüngere Geologen wurden so auf die Gegenseite getrieben. Gerade Lyell verkörperte zur Zeit der Herausgabe seiner *Principles* die „junge Generation". Er lebte in einer Zeit des politischen und ökonomischen Umbruchs, den er selbst – wenn auch allmählich und ohne Aufruhr – befürwortete.

Gleichwie Darwin wälzte Lyell einen Großteil der Probleme mit seinem Konzept auf folgende Generationen ab. Beide Forscher wurden später derart ideologisiert, daß eine kritische Auseinandersetzung mit ihren Doktrinen, der Selektionstheorie oder dem Uniformitarismus, unwillkürlich als Angriff auf die Fundamente der jeweiligen Disziplinen, insbesondere auf die Evolutionslehre als solche, gesehen wurden. Daß Lyell jahrzehntelang gegen die Konsequenzen der Evolutionslehre argumentierte, wurde übersehen. Und auch Darwins Theorie hatte ihre Tücken: Darwin band sie kategorisch an die immensen Zeiträume, die erst Lyell richtig ins Bewußtsein gerufen hatte. Auch die Anwendung seiner Theorie auf den Fossilbefund ist dürftig. Die entscheidenden Dinge sollten ja in den „Lücken" passiert sein, von denen ihn Lyell überzeugt hatte.

Der Einfluß von Lyells „Geschichte der Geologie" und die bis heute nachwirkende Verfemung mancher damaliger Gelehrter machen klar, daß geologische Historiographie nicht allein Lyell oder seinen Nachfolgern überlassen bleiben darf, sondern auch die distanzierte Sicht des eigentlichen Historikers gefragt ist. Vorsicht ist angebracht, wenn die Beschreibung der Entwicklung einer Disziplin in Heldenverehrung umschlägt, wenn sich die Bewunderer eines Wissenschaftlers lieber nicht mit den Hintergründen seiner Sichtweise vertraut machen wollen (Cannon 1976). Trotz mancher heute befremdlich wirkenden Anschauungen Charles Lyells bleibt seine Bedeutung als Geologe und großer Theoretiker unangetastet; hervorzuheben ist die Aufrichtigkeit, mit der er für seine Sache eintrat.

Anmerkungen

[1] Die Geological Society mußte sich von anderen bekannten Gesellschaften absetzen und gab sich selbst strenge Richtlinien: Theorienbildung sollte solange unterbleiben, bis genügend Daten gesammelt waren. Bei der Datensammlung (ohne „Theorie") tat man sich allerdings schwer. Das erste eigenständige Projekt sollte eine geologische Karte von Groß-

britannien sein. Zahlreiche Leute wurden als Informanten eingesetzt, je unbefangener sie Daten sammelten, desto besser. Den sich daraus entstehenden Widersprüchen und Unklarheiten mußte der verantwortliche Bearbeiter im Gelände selbst nachforschen, so daß sich die Herausgabe der Karte bis 1820 verzögerte. Doch schon 1815 hatte William Smith (1769-1839) eine Karte herausgegeben. Obwohl er als Einzelner daran gearbeitet hatte, war sie besser als die koordinierten Bemühungen der Geologenschar. Und: George Bellas Greenough (1778-1855), der erste Präsident der Geological Society und Herausgeber der ersten Karte, hatte zuletzt doch auf Smiths Arbeit zurückgegriffen, wenn er nicht mehr weiterwußte. Das Urteil der Fachleute über Greenoughs Karte war vernichtend.

2 Die Geological Society war eine Art Klub, die Mitglieder hatten eine gewisse gesellschaftliche Stellung inne. Praktiker, die ihren Lebensunterhalt verdienen mußten, so wie der Ingenieur William Smith, waren ausgeschlossen. Er war im Rahmen von Kanalbauprojekten weit herumgekommen und dadurch mit der Stratigraphie vertraut geworden. Er hatte über seine Arbeiten frei gesprochen, und manche angehenden Geologen wurden im Sinne von Smiths Erkenntnissen geprägt, ohne ihn persönlich zu kennen. Wie tief der gesellschaftliche Graben war, mag daran zu erkennen sein, daß Smith in Bakewells *Geology* von 1838 nicht einmal erwähnt wird.

Ein weiterer Grund für die kritische Haltung gegenüber Smith war, daß man ihm schon damals fälschlicherweise nachsagte, er habe seine Karte anhand der Fossilien erarbeitet. Da man glaubte, über ausgestorbene Lebewesen nichts Genaues sagen zu können, es wäre reine Spekulation gewesen, mußte nach den Statuten der Gesellschaft eine Karte auf dieser mutmaßlichen Basis abgelehnt werden. Es wirkt paradox, aber die Geological Society hat in einer Phase, als die Geologie erblühte, deren Fortschritt anfangs aufgehalten. Erst die zweite Generation von Geologen, die wie Lyell stärker für „speculations" eintraten, verhalfen dieser Gesellschaft zu Ansehen.

3 Das Reisen war schon zur damaligen Zeit keine außergewöhnliche Betätigung. Nach den Napoleonischen Kriegen wurde Mitteleuropa von Tausenden von Engländern besucht. Die Lyells machten es sich auf ihren Reisen zur Gewohnheit, die jeweiligen ortsansässigen Naturforscher zu besuchen. So bekam Charles stets Informationen und Eindrücke aus erster Hand. Seine Zugehörigkeit zu den sog. besseren Kreisen bescherte ihm Zugang zu praktisch allen bekannten Forschern.

4 Die Freundschaft zu Murchison kühlte mit der Zeit ab. Murchison, jede Gelegenheit offizieller Anerkennung nutzend, wollte als maßgeblicher Urheber des Lyellschen Konzeptes in den *Principles* genannt werden, was Lyell unter Hinweis auf seine bereits 1827 eingereichte Fassung energisch zurückwies. Lyell glaubte, Murchison von seinen uniformistischen Vorstellungen überzeugt zu haben. Doch in den folgenden Jahren nahm Murchison eine zunehmend kritischere Haltung zum Uniformitarismus an. In seinem Werk über das Silur (1839) schrieb er: „Ich freue mich über die Lyellsche Methode, geologische Phänomene mit Hilfe moderner Analogien zu entschlüsseln, doch kann ich nicht der Doktrin vertrauen, daß die gegenwärtigen Verwerfungen von Prozessen vergleichbarer Intensität verursacht werden wie diejenigen, von denen die Geologie Zeugnis gibt". Murchison blieb fortan Katastrophist (PAGE 1976).

5 Poulett Scrope (1797-1876) lebte fast zeitgleich mit Lyell und kann als einer seiner wenigen Gefolgsleute betrachtet werden. Er wurde ähnlich wie Charles Darwin von Adam Sedgwick (1785-1873) und John Henslow für die Geologie begeistert. Von 1817 bis 1818 hielt er sich in Neapel auf und erlebte einen Ausbruch des Vesuv mit. Später reiste er wieder nach Italien und ins Massif Central nach Frankreich, um vulkanische Bildungen zu studieren. Frühere Bearbeiter hatten für die Laven und Vulkankegel nur eine ältere und eine jüngere Bildungsphase angenommen; dazwischen sahen sie eine Phase rascher Erosion, also für alle, die es so interpretieren wollten: eine Wirkung der Sintflut. Scrope wies nach, daß der Vulkanismus nicht auf zwei Phasen beschränkt war, sondern mehr oder weniger kontinuierlich erfolgte. Auch würden heutige Erosionsprozesse vollauf genügen, um die Bildung der Flußtäler zu erklären. Lyell nutzte Scropes Bericht im Artikel für den Quarterly Review im Jahr 1827, um die Bedeutung des Aktualismus zu unterstreichen. Allerdings übte er auch Kritik an Scropes direktionalistischer Sicht (RUDWICK 1974).

6 Der Berufung Lyells auf den Lehrstuhl sah Bischoff Edward Copleston mit größten Bedenken entgegen. Er stellte die Bedingung, daß Lyells Ansichten nicht der Sintflut zur Zeit Noahs widersprechen dürften. Lyell konnte ihn beruhigen. Zwar gebe es keine Anzeichen für eine weltweite Flut, doch sprach nichts gegen eine Flut, von der die seinerzeit bewohnte Welt betroffen war (PORTER 1982, S. 39).

7 Allerdings verteidigt WILSON (1980) die negative Beurteilung Werners durch Lyell hinsichtlich des Publizierens, da sich Lyell in der Tat auf nichts Schriftliches beziehen konnte, wohl aber die Streitereien zwischen Plutonisten und Neptunisten miterlebt hatte.

8 Die Zermürbung neptunistischer Deutungen durch Lyell war tiefgreifend. Bailey berichtet, wie er in einer Publikation über die Universität Edingburgh im Jahr 1921 ein positives Wort für Jameson (1774-1854) einlegen wollte, der als Begründer der Wernerian Society der bekannteste Neptunist in Schottland war. Schließlich hatte Jameson 50 Jahre lang an der Universität in Edinburgh gelehrt. Dieser Hinweis Baileys wurde gestrichen und durch ein Zitat des 18-jährigen Charles Darwin ersetzt, der Jameson als langweilig empfand. Bailey meinte später dazu: „Das alles war sehr interessant" (BAILEY 1962, S. 24).

9 Frank Buckland fand unter den Papieren seines verstorbenen Vaters eine Zeichnung des Geologen Henry De la Beche (1796-1855), die einen Professor Ichthyosaurus inmitten seiner Schüler zeigt und wie sie gerade über den Fund eines menschlichen Schädels sprechen. Frank Buckland deutete dies als eine nette Geste De la Beches an William Buckland, der oft über Ichthyosaurier referiert hatte. Diese Zeichnung fügte er seinen *Curiosities* bei und in diesem Sinne wurde sie bis vor kurzem bewertet. Inzwischen konnte jedoch RUDWICK (1975) nachweisen, daß die Zeichnung eine bittere Satire über Lyells geologisches Geschichtsverständnis ist. Die Zeichnung ist nur eine

aus einer ganzen Serie, in der Lyell als der Theoretiker mit gefärbten Brillengläsern dargestellt wird. De la Beche gehörte dem engen Kreis der Geological Society an und wurde erster Direktor des Geological Survey; die Beziehung zwischen ihm und Lyell war gespannt.

10 Während Whewell der Uniformität Lyells ablehnend gegenüberstand, paßte sie in die Vorstellungen John Herschels, der als bekanntester Philosoph Großbritanniens in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gilt. Lyells Methodik entsprach Herschels verae causae Prinzip, wonach Wissenschaftler nur erkannte Vorgänge zur Interpretation zulassen sollten. In der Frage der Evolution war Herschel allerdings Progressionist (RUSE 1976).

11 Lyell berichtete in seiner Ansprache als Präsident der Geologischen Gesellschaft 1851 von der Entdeckung vermeintlicher Schildkrötenspuren in silurischen Schichten Kanadas. Eine Kopie seiner Rede schickte er an Murchison. Dieser gab sich in seiner Antwort nicht sonderlich überrascht: Bis jetzt sei über Landtiere im Silur nichts bekannt gewesen. Nun hätte man eben welche niedriger Ordnung gefunden, was (aus progressionistischer Sicht) doch zu erwarten sei. Witzig fährt Murchison fort: Hätte man in den gleichen Schichten jedoch die prächtigen Fußabdrücke eines Robinson Crusoe gefunden, der gerade im Begriff war, die erste Schildkrötensuppe zu bereiten, dann würde er sich geschlagen geben. Später wurden diese Abdrücke von Owen als Krebsabdrücke interpretiert (BARTHOLOMEW 1976).

12 Für Darwin war die erste Begegnung mit den Ureinwohnern Feuerlands ein Schock (DESMOND & MOORE 1994, S. 155-156). Der Unterschied zwischen einem wilden und einem zivilisierten Menschen erschien ihm größer als der zwischen einem wilden und einem domestizierten Tier. Der Mensch ein Geschöpf Gottes? – diese Frage ließ Darwin nicht mehr los.

13 Die Entdeckung ungewöhnlicher Anreicherungen des Elementes Iridium im Kreide/Tertiär-Grenzton wurde auf den Einschlag eines Asteroiden zurückgeführt (ALVAREZ LW, ALVAREZ W, ASARO F & MICHEL H, Science *208*, 1980, S. 1095-1108). Die Autoren sahen hierin die Ursache für das Massensterben an der Wende Kreide/Tertiär, bei dem u.a. die Ammoniten und Dinosaurier ausgelöscht wurden. Für den Einschlag sprechen inzwischen eine Fülle weiterer Indizien, obwohl die Einzelheiten des Aussterbens nach wie vor unklar sind.

Literatur

AGER DV (1993) The nature of the stratigraphical record. Chichester.

ALVAREZ W, HANSEN T, HUT P, KAUFFMAN EG & SHOEMAKER EM (1989) Uniformitarianism and the response of earth scientists to the theory of impact crises. In: Catastrophes and evolution: astronomical foundations. Royal Astronomical Society (Hg), Cambridge, S. 13-24.

ALBRITTON CC (1980) The abyss of time. San Francisco.

BAILEY E (1962) Charles Lyell. London.

BARTHOLOMEW M (1973) Lyell and evolution: an account of Lyell's response to the prospect of an evolutionary ancestry for man. Brit. J. Hist. Sci. *6*, 261-303.

BARTHOLOMEW M (1976) The non-progress of non-progression: two responses to Lyell's doctrine. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 166-174.

CANNON WF (1976) Charles Lyell, radical actualism, and theory. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 104-120.

COLEMAN W (1962) Lyell and the „reality" of species: 1830-1833. Isis *53*, 325-338.

DESMOND A & MOORE J (1994) Darwin. München. (Original 1991 im Verlag Michael Joseph, London)

FRITZSCHE T (1997) James Hutton (1726-1797) - ein Begründer der Geologie. Stud. Int. J. *4*, 22-32.

GOULD SJ (1992) Die Entdeckung der Tiefenzeit. dtv, München, S. 146-262.

HSÜ K (1990) Die letzten Jahre der Dinosaurier. Basel.

HÖLDER H (1989) Kurze Geschichte der Geologie und Paläontologie. Berlin.

LAUDAN R (1977) Ideas and organisations in British geology: a case study in institutional history. Isis *68*, 527-538.

LAUDAN R (1982) The role of methodology in Lyell's science. Stud. Hist. Phil. Sci. *13*, 215-249.

LYELL C (1830-33) Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation. Vol. 1-3. Faksimile-Ausgabe der 1. Aufl., Chicago, 1990.

MCCARTNEY PJ (1976) Charles Lyell and G. B. Brocchi: A study in comparative historiography. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 175-189.

MORRELL JB (1976) London institutions and Lyell's career: 1820-41. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 132-146.

OSPOVAT AM (1976) The distortion of Werner in Lyell's Principles of Geology. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 190-198.

PAGE LE (1976) The rivalry between Charles Lyell and Roderick Murchison. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 156-165.

PORTER R (1982) Charles Lyell: The public and private faces of science. Janus *69*, 29-50.

RUDWICK MJS (1974) Poulett Scrope on the volcanoes of Auvergne: Lyellian time and political economy. Brit. J. Hist. Sci. *7*, 205-242.

RUDWICK MJS (1975) Caricature as a source for the history of science: De la Beche's anti-Lyellian sketches of 1831. Isis *66*, 534-560.

RUDWICK MJS (1978) Charles Lyell's dream of a statistical paleontology. Paleontology *21*, 225-244.

RUDWICK MJS (1990) Einleitung zu Lyell: Principles of Geology (1830-1833).

RUSE M (1976) Charles Lyell and the philosophers of science. Brit. J. Hist. Sci. *9*, 121-131.

TASCH P (1977) Lyell's geochronological model: published year values for geological time. Isis *68*, 440-442.

WILSON LG (1967) The origins of Charles Lyell's uniformitarianism. In: ALBRITTON (ed): Uniformity and simplicity. Geol. Soc. Amer. Spec. Paper *89*, 35-62.

WILSON LG (1980) Geology on the eve of Charles Lyell's first visit to America, 1841. Proc. Am. Phil. Soc. *124*, 168-202.

WHEWELL W (1872) The two antagonist doctrines of geology. Reprint von: History of the Inductive Sciences from the Earliest to the Present Time, vol. *2*, Appleton, New York, pp 586-598.

ZENGER DH (1986) Lyell and episodicity. J. Geol. Education *34*, 10-13.

KURZBEITRÄGE

Ist das Wirbeltierauge suboptimal?

Zusammenfassung: **Allgemein wird angenommen, daß die Funktion des Wirbeltier-Auges nur suboptimal (unvollkommen) sei, denn die Photo-rezeptoren liegen vom Licht abgewandt nach innen gerichtet. Es gibt jedoch wichtige funktionelle Kriterien, warum die Photorezeptoren in dieser Weise angeordnet sind. Die Struktur und Funktion der Photorezeptoren wird durch ein besonderes Gewebe, dem Retinalen Pigment-Epithel (RPE) aufrechterhalten. Dieses Gewebe erneuert die Photopigmente, entfernt abgestoßene Außensegmente der Photorezeptoren, bildet eine undurchsichtige Schicht, die Streulicht absorbiert und hat noch weitere Funktionen. Diese Aspekte von Struktur und Funktion werden zwar meistens mißachtet, wenn unter der Voraussetzung von Evolution Suboptimalität behauptet wird, doch sind sie für das Verständnis der Funktionsweise des Auges unerläßlich.**

Die Struktur der Wirbeltier-Retina

Zuerst etwas Anatomie. Abb. 1 zeigt ein Wirbeltier-Auge im schematischen Querschnitt. Das Licht fällt durch die Hornhaut, die den stärksten Beitrag zur Fokussierung leistet, dann durch die Iris, welche die Stärke des Lichteinfalls kontrolliert. Schließlich durchläuft das Licht die Linse, die das Licht nicht so stark bricht, aber einstellbar fokussiert. Das in seiner Stärke angepaßte Licht wird auf die Retina gebündelt, einem dünnen Gewebe, welches den Augenhintergrund auskleidet.

Die Retina besteht aus Zellen des Zentralnervensystems (ZNS) und wandelt das Licht in elektrische Signale, der „Sprache" des ZNS um. Als ein sehr komplexes Gebilde enthält die Retina mehrere Typen von Zellen: **Photorezeptoren** (Stäbchen und Zapfen, in Abb. 2 mit einem S bzw. Z gekennzeichnet) wandeln die Lichtenergie in elektrische Signale um. Sie senden diese Signale dann über chemische Synapsen (Verbindungsstellen zwischen Nervenzellen) an die **Bipolar-Zellen** (B in Abb. 2). Dies sind nachgeschaltete Zellen, die ihr Signal wiederum über Synapsen an die Ganglienzellen (G in Abb. 2) weitergeben. Die **Ganglienzellen** bilden die dem Lichteinfall zugewandte Oberfläche der Retina und haben Axone (Nervenfortsätze). Die Axone aller Ganglienzellen eines Auges laufen auf den Blinden Fleck zu, treten dort aus dem Auge aus und bilden dann den Sehnerv, der zum Gehirn führt. Zu erwähnen sind noch die **Amakrinen Zellen** (A in Abb. 2). Sie vermitteln Informationen quer zur Retina und geben Informationen der ihnen angeschlossenen Bipolar-Zellen an andere Ganglienzellen weiter. Ähnliche Funktion haben die **Horizontalzellen** (H in Abb. 2) an der Grenze zwischen den Photorezeptoren und den Bipolar-Zellen.

Wenn man sich nun den Weg des Lichtes in Abb. 2 vergegenwärtigt, so stellt man fest, daß das Licht erst durch alle Hilfszellen hindurchtreten muß, ehe es an den Photorezeptoren ankommt. Auf den ersten Blick macht das keinen Sinn. Man sollte erwarten, daß ein optimales Auge ein getreues Abbild seiner Umwelt empfängt und nicht erst die Lichtqualität verschlechtert. „Das ist dasselbe, als ob ein dünner diffuser Filter über dem Film in einer Kamera angebracht wäre, er kann die Qualität der Abbildung nur verschlechtern" (GOLDSMITH 1990, 286). An dieser Stelle enden die Überlegungen meistens, und man schließt, daß diese „Fehlkonstruktion" des Auges nur auf dem Hintergrund der Evolutionsgeschichte zu verstehen sei.

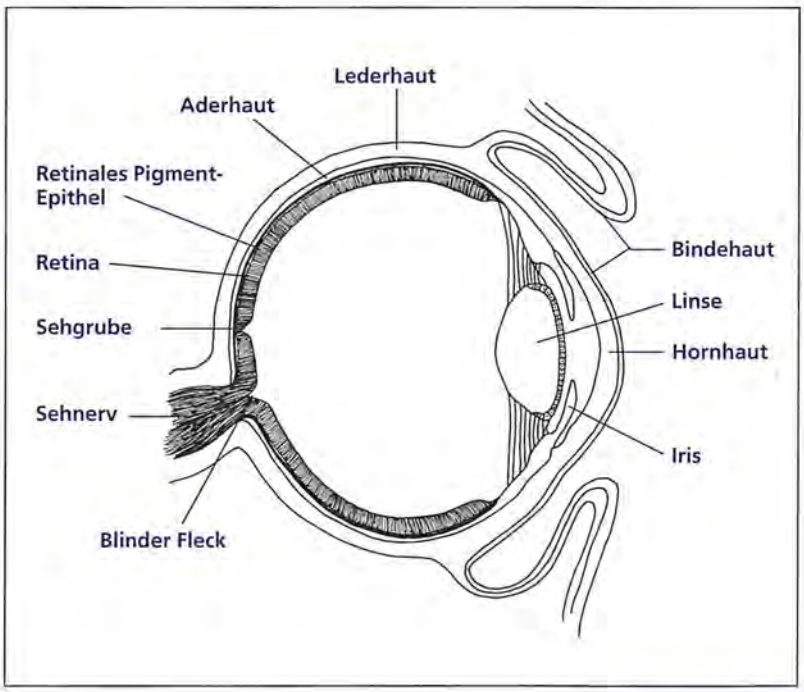


Abb. 1: Querschnitt durch ein Wirbeltier-Auge. (Nach ADLER & FARBER 1986)

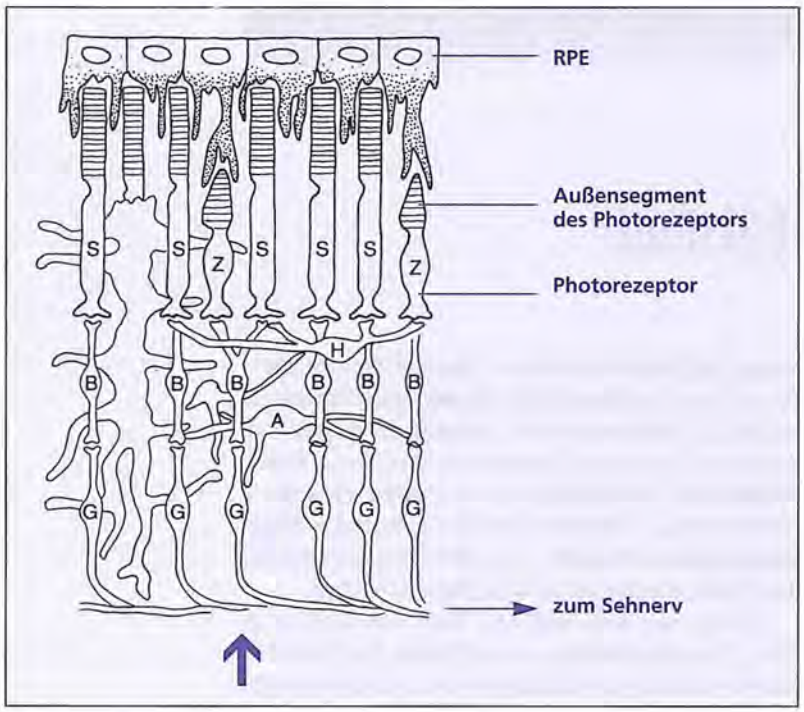


Abb. 2: Schematisches Blockdiagramm einer Wirbeltier-Retina. Der dicke Pfeil zeigt die Richtung des einfallenden Lichtes an. A Amakrine Zelle, B Bipolar-Zelle, G Ganglienzelle, H Horizontalzelle, S Stäbchen, Z Zapfen. (Nach ADLER & FARBER 1986)

Die kritische Rolle des Retinalen Pigment-Epithels (RPE)

Direkt hinter der Retina liegt ein häutiges Gewebe, welches die Photorezeptoren unterstützt. Dieses Gewebe, Retinales Pigment-Epithel (RPE) genannt, ist für die Entwicklung und Funktion der Retina unerläßlich. Tatsächlich sind etliche Abhandlungen dem RPE gewidmet worden, um es besser verstehen zu können (z.B. STEINBERG 1985, ZINN & MARMOR 1979). Denn wenn das RPE nicht funktioniert, ist das ganze Auge funktionsuntüchtig.

1. Regenerierung der Photopigmente. Wenn das Licht einen Photorezeptor trifft, so setzt es eine Kette von molekularen Vorgängen in Gang, die schließlich dazu führen, daß ein Bild im Gehirn entsteht. Richten wir unseren Blick auf die ersten Momente in diesem Vorgang.

Der erste Beteiligte ist das lichtempfindliche Rhodopsin. Es besteht aus einem Eiweiß, dem Opsin, und einem anderen Molekül, dem 11-cis-Retinal. Im Außensegment, also dem RPE zugewandt, ist das Rhodopsin in Membranscheiben eingebettet. (Eine Bemerkung über die vielleicht etwas verwirrende Terminologie. Das Ende der Photorezeptoren, wo das Licht „eingefangen" wird und in dem sich die Membranscheiben befinden, wird das Außensegment genannt. Bei Wirbeltieren ist dieses Segment jedoch das innerste, das heißt es liegt auf der Rückseite der Retina. Mithin sind die Photorezeptoren nach innen gerichtet.) Wenn nun Licht auf ein Rhodopsinmolekül trifft, ändert die absorbierte Energie die räumliche Struktur der molekularen Komponente, dem cis-11-Retinal, in die all-trans-Form. Dieser Prozeß wird als Isomerisierung bezeichnet. Diese Konformationsänderung bewirkt den Start einer komplexen Kaskade von Reaktionen in den verschiedensten Molekülen. Das führt dazu, daß das Außensegment und schließlich der gesamte Photorezeptor hyperpolarisiert wird, d.h., er verändert seine elektrische Ladung. Molekulare Botenstoffe (Transmitter) tragen dieses elektrische Signal über die Synapse des Photorezeptors zu den nächsten Neuronen, den Horizontal- und Bipolar-Zellen. Auf diese Weise beginnt der Prozeß, mit dem wir schließlich sehen.

Dieser Prozeß hängt völlig von der Isomerisierung des cis-11-Retinals ab. Jedes Photon, das einen Photorezeptor trifft, kann ein Retinal isomerisieren. Billionen von Photonen treffen ständig das Auge, und das Retinal muß ständig erneuert werden, um den Zyklus und damit die Photorezeptoren in Gang zu halten. Diese Arbeit fällt dem RPE zu. Die RPE-Zellen sammeln das gebrauchte trans-Retinal und unter Verwendung von Vitamin A wird wieder das cis-Retinal hergestellt und in die Photorezeptoren zurücktransportiert.

2. Wiederverwertung der Außensegmente. Die nächste Aufgabe des RPE ist eine verwandte Funktion. Es recycelt die alten Außensegmente. Die Außensegmente sind sehr aktiv und müssen deshalb kontinuierlich erneuert werden. Jeden Tag wächst eine neue Membranscheibe an der Basis des Außensegmentes heran (an dieser Stelle ist das Außensegment mit dem Innensegment verbunden, welches den Zellkern der Photorezeptoren be-inhaltet), und wird dem Membranstapel hinzugefügt. Sobald von unten eine neue Membranscheibe hinzugefügt wird, löst sich die älteste Scheibe vom Ende ab. Sie wird sogleich vom RPE phagozytiert (aufgenommen), verdaut, und die einzelnen Bestandteile werden, sofern sie noch brauchbar sind, im Körper wieder verwendet.

> Die Retina der Wirbeltiere ist ein exzellentes Beispiel für optimale Funktionalität.

3. Absorption von Streulicht. Außer diesen aktiven Funktionen hat das RPE noch eine wichtige passive Rolle. Das RPE ist stark pigmentiert und es bildet einen dunklen Hintergrund hinter den Photo-rezeptoren. Es absorbiert auf diese Weise das Licht, welches nicht von den Photorezeptoren aufgefangen wurde. Dieses Licht würde sonst die Auflösung des Auges beeinträchtigen, da es ziellos im Auge streut. Die Absorption des Lichtes durch das RPE ist Vor-

aussetzung dafür, daß ein scharfes Bild wahrgenommen werden kann.

Diese kurze Zusammenfassung beschreibt bei weitem nicht alle Funktionen des RPE. Zum Beispiel „wird es für die normale Entwicklung des Auges benötigt" (RAYMOND & JACKSON 1995). Diese Funktion hat nicht direkt etwas mit dem Sehen zu tun; sie ist jedoch Basis, daß das Sehen überhaupt einmal stattfinden kann. Kurz:

„Betrachtet man die diversen Funktionen der RPE-Zellen ... bleibt kein Zweifel daran, daß für den normalen Ablauf des Stoffwechsels das RPE für die Funktion der äußeren Retina notwendig ist. Durch die Natur dieser Zusammenarbeit ist es notwendig, daß das RPE und die Photorezeptoren räumlich eng miteinander verbunden sein müssen, damit das Auge normal arbeitet" (HEWITT & ADLER 1994, 67).

Es liegen somit sehr gute Gründe dafür vor, weshalb die Photorezeptoren in der Weise orientiert sind, wie sie es sind.

Schlußfolgerung

Die Retina der Wirbeltiere ist ein exzellentes Beispiel für optimale Funktionalität. Der Aufbau der Retina ist für ihre Genauigkeit und Empfindlichkeit entscheidend. Es ist nicht richtig, daß die Retina suboptimal sei. Es ist nicht leicht zu zeigen, in welche Richtung die Retina verändert werden sollte, wenn man nicht eine Abnahme ihrer Empfindlichkeit riskieren möchte.

George Ayoub, Übersetzung: Klaus Neuhaus

Literatur

ADLER R & FARBER D (1986) The Retina. New York.

GOLDSMITH TH (1990) Optimization, Constraint, and History in the Evolution of Eyes. Quart. Rev. Biol. *65*, 281-322.

HEWITT AT & ADLER R (1994) The retinal pigment epithelium and interphotoreceptor matrix: Structure and specialized functions. In: RYAN SJ (ed) Retina, 2nd ed., Vol. 1: Basic Science & Inherited Retinal Disease. St. Louis: Mosby, pp 58-71.

RAYMOND SM & JACKSON IJ (1995) The retinal pigment epithelium is required for the maintenance of the mouse neural retina. Curr. Biol. *5*, 1286-1295.

STEINBERG RH (1985) Interactions between the retinal pigment epithelium and the neural retina. Documenta Opthalmologia *60*, 327-346.

ZINN KM & MARMOR MF (1979) The Retinal Pigment Epithelium. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Ist das Tintenfischauge „besser" als das Wirbeltierauge?

Anmerkungen zum Artikel „Ist das Wirbeltierauge suboptimal?"

Vergleiche verschiedener Linsenaugen

AYOUB (1997) beschreibt die Funktion des Retinalen Pigment-Epithelium (RPE) als unbedingte Voraussetzung für die Funktion des Wirbeltierauges. Daß es tatsächlich wichtige Aufgaben erfüllt und unerläßlich ist, darüber kann kein Zweifel bestehen. Aber ob die Wirbeltier-Retina als solche suboptimal ist oder nicht, läßt sich, wenn überhaupt, nur im Vergleich feststellen. Zwar gibt es Linsenaugen auch bei anderen Tieren wie Vielborstern und Quallen, aber allein die Augen von Tintenfischen und anderen Kopffüßern zeigen eine ähnlich hohe Komplexität wie die Augen der Wirbeltiere. Abb. 1 zeigt einen Querschnitt eines Tintenfischauges (*Octopus*). Die verblüffende Ähnlichkeit mit einem Wirbeltierauge (Abb. 1 im Artikel von AYOUB) ist auffällig. Beim Tintenfisch-Auge handelt es sich jedoch um ein sogenanntes everses Auge, d. h. die Lichtrezeptoren liegen in der Retina dem Licht zugewandt. (Beim inversen Wirbeltierauge ist es umgekehrt: die Lichtrezeptoren liegen dem Licht abgewandt.) Wie lassen sich in einem solchen eversen Tintenfischauge Auge die von AYOUB angesprochenen Probleme des essentiellen Recycling von Zellresten bewerkstelligen?

Die Struktur der Tintenfisch-Retina

Abb. 2 zeigt die Retina eines *Octopus* im schematischen Blockdiagramm. Die Photorezeptoren sind langgestreckt, ihre obere Hälfte ist leicht abgeflacht. Von den beiden flachen Seiten geht jeweils ein Bündel von röhrenartigen Gebilden, die Mikrovilli, aus, welche die eigentlich lichtempfindlichen Teile der Zelle sind. Die obere Hälfte der Tinten-

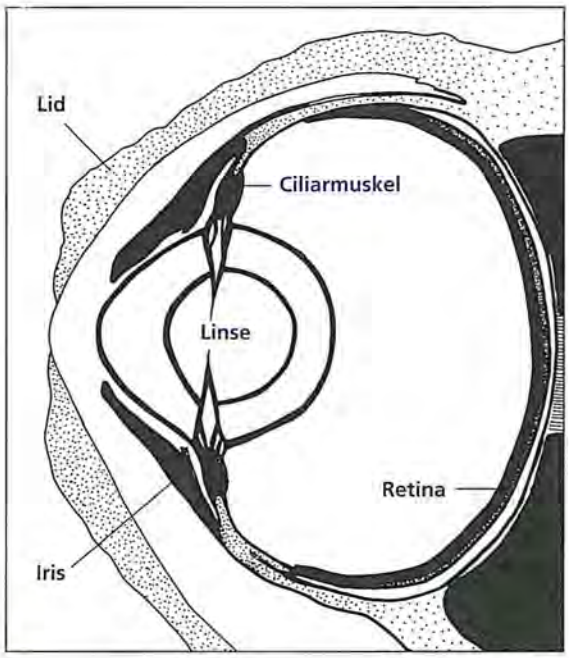


Abb. 1: Querschnitt durch ein Tintenfischauge. (Nach BUDELMANN *1994)*

fischphotorezeptoren ist dabei dem Licht zugewandt. Die Mikrovilli von vier (halben) Zellen bilden jeweils eine Einheit, sie stehen rechtwinklig zueinander und erlauben durch diese Anordnung die Wahrnehmung von polarisiertem Licht. Man spricht in ihrer Gesamtheit von einem Rhabdomer (BUDELMANN 1994, 1996). Demgegenüber sei noch einmal kurz die Anatomie der Wirbeltierphotorezeptoren in Erinnerung gebracht (Abb. 2 im Artikel von AYOUB). Die im Prinzip stabförmigen Zellen tragen an ihrem oberen Ende (dem Licht abgewandt) lichtempfindliche Stapel von Scheiben und sind in das retinale Pigment-Epithel (RPE) eingebettet. Der weitere Aufbau der Tintenfischretina ist einfacher als bei Wirbeltieren. Es gibt lediglich noch ableitende Nervenfasern. Die Datenverarbeitung fängt bei den Wirbeltieren schon direkt in der Retina an. Tintenfische hingegen besitzen direkt hinter dem Auge eine große Ansammlung von Nervenzellen, ein optisches Ganglion (BECKER et al. 1994), welches teilweise größer ist als das eigentliche Gehirn (BUDELMANN 1996). Die äußeren Zellagen des Ganglions gleichen in der Organisation den Nervenzellen in der Wirbeltier-Retina. Das empfangene Bild wird recht genau auf einer äußeren Zellschicht abgebildet und durchläuft dann ähnliche Abstraktionsprozesse, wie es in der Wirbeltier-Retina geschieht. Hinter der Retina liegen noch weitere Schichten, insbesondere eine externe Pigmentschicht, die Streulicht abfängt, sowie eine Aderhaut und Lederhaut.

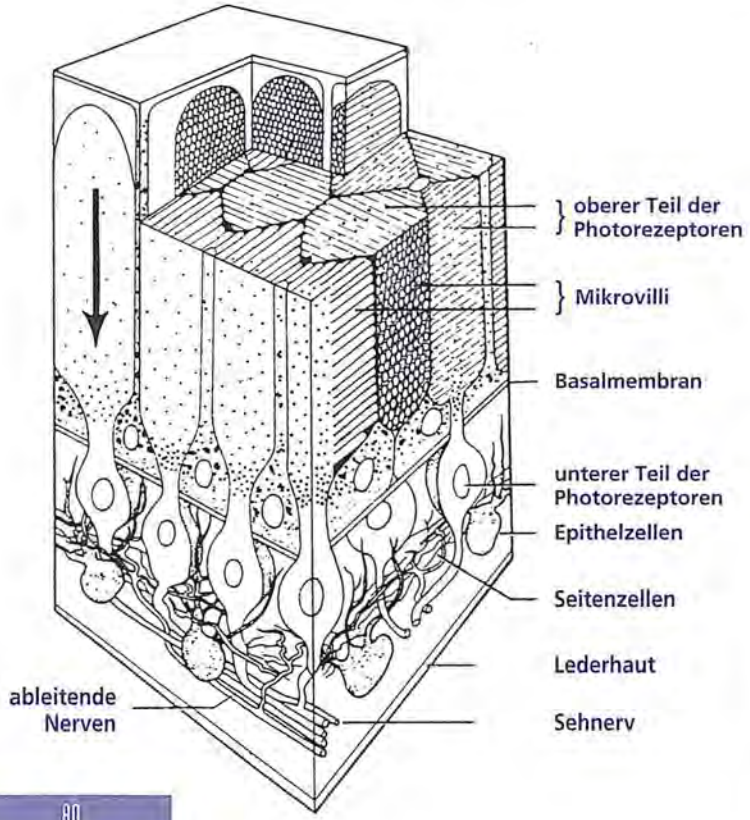


Abb. 2: Blockdiagramm der Retina von Octopus. *Der Pfeil zeigt den Einfall des Lichtes an. Die äußeren Segmente der Photorezeptoren sind zur Linse hin gerichtet (evers). (modifiziert nach* BUDELMANN *1996)*

Das Problem der „Abfallentsorgung"

Die lichtempfindlichen Teile einer Zelle müssen die Energie, die ein Photon (ein „Lichtteilchen") mitbringt, um mehrere Zehnerpotenzen verstärken, damit sie vom Nervensystem als Impuls registriert werden kann. Beim Pfeilschwanzkrebs *Limulus* zum Beispiel wird die Lichtenergie um das $10^5 - 10^6$fache verstärkt. Diese Verstärkungsleistung bringt einen relativ starken Verschleiß der lichtempfindlichen Teile der Photorezeptoren mit sich (ECKERT 1986).

Wie AYOUB (1997) beschreibt, nimmt das RPE bei den Wirbeltieren die Funktion des „Ver- und Entsorgers" wahr. Im eversen Tintenfischauge gibt es nun keine Zellschicht, die sich über die Photorezeptoren legt und dabei die Recycling-Funktion des RPE übernimmt. Durch die andersartige Organisation sind die stark beanspruchten lichtempfindlichen Teile, die Mikrovilli, den Zellen jedoch seitlich zugänglich und Abfallprodukte werden von der Photozelle selbst entsorgt.

Damit gibt es nun zusammenfassend zwei verwirklichte Möglichkeiten der Entsorgung: (1) Bei den Wirbeltieren stehen die Photozellen, besonders in der Sehgrube, dicht an dicht (ca. 100.000 Zellen pro mm² beim Menschen). Da ihre lichtempfindlichen Mebranen (disks) einen Stapel von Scheiben bilden (ähnlich einem Stapel von Münzen), werden die äußeren Scheiben nicht von „unten", sondern von „oben" (vom RPE) versorgt. (2) Bei Tintenfischen stehen die Photozellen ebenfalls dicht an dicht (ca. 250.000 Zellen pro mm² beim *Octopus*). Ihre lichtempfindlichen Membranen (Mikrovilli) sind dagegen seitlich an den Zellen angeordnet; daher haben die Zellen in der Mitte – bildlich gesprochen – einen „Versorgungsschacht", um die Mikrovilli überall erreichen und versorgen zu können (BECKER et al. 1994, BUDELMANN 1996).

Vergleich und Schlußfolgerung

Untersuchungen zeigen, daß das Auflösungsvermögen von Tintenfischaugen dem des menschlichen Auges entspricht. Ein Gegenstand der unter einem minimalen Winkel von 1,3min (= 0,025°) gesehen wird, kann als einzelnes Objekt wahrgenommen werden (BUDELMANN 1994, 1996). Angesichts dieses Vergleichs kann beim Wirbeltier-Auge nicht von Suboptimalität gesprochen werden. Es zeigt sich sogar, daß einige Greifvögel ein wesentlich höheres Auflösungsvermögen besitzen. Beide Lösungen zeigen ähnliche „technische" Daten und beide Augentypen sind für ihren jeweiligen Zweck optimal. Viele Wirbeltiere können Farben wahrnehmen, während Tintenfische mit vielleicht wenigen Ausnahmen farbenblind sind (BUDELMANN 1996). An Land spielen Farben eine große Rolle, im Wasser jedoch, besonders in großen Tiefen, wird das Licht immer einfarbiger blau. Tintenfische können aber, wie oben erwähnt, polarisiertes Licht wahrnehmen, was Wirbeltiere nicht können. Fische, die Licht mit ihrer silbrigen „Schuppenhaut" reflektieren, polarisieren dieses und können so leichter von den räuberischen Tintenfischen wahrgenommen werden.

Abschließend möchte ich noch einmal betonen, daß man bei Lebewesen höchstens *im Vergleich* von guten und schlechten Lösungen sprechen kann. Betrachtet man die Probleme getrennt, so kann man allenfalls mit einer gewissen Plausibilität von „besser" oder „schlechter" reden. Niemand vermag in Lebewesen etwas besser zu machen. Im Vergleich wird deutlich, daß in Lebewesen verschiedene Konzepte verwirklicht sein können, um ein Problem, hier Abfallentsorgung von Zellen, zu lösen. In unserem Fall sind beide Konzepte gleichermaßen funktionell verständlich. Die Retina der Wirbeltiere, wie auch der Tintenfische ist ein exzellentes Beispiel für optimale Funktionalität. Der Aufbau beider Retinatypen ist für ihre Sehschärfe und Empfindlichkeit entscheidend. Inverse und everse Auge stehen sich gleichberechtigt gegenüber.

Dank: Prof. Dr. Bernd U. BUDELMANN (Salveston, USA) danke ich für seine hilfreiche Kritik.

Klaus Neuhaus

Literatur

AYOUB G (1997) Ist das Wirbeltier-Auge suboptimal? Stud. Int. J. *4*, 77-79.

BECKER U (1994, Red.) Herder Lexikon der Biologie. Heidelberg, Berlin, Oxford.

BUDELMANN BU (1994) Cephalopod sense organs, nerves and the brain: adaptations for high performance and life style. Mar. Fresh. Behav. Physiol. *25*, 13-33.

BUDELMANN BU (1996) Active marine predators: the sensory world of cephalopods. Mar. Fresh. Behav. Physiol. *27*, 59-75.

ECKERT R (1986) Tierphysiologie. Stuttgart, New York.

Schnelle Anpassung von Leguanen (Anolis) an neue Lebensräume

Leguane in neuen Insel-Lebensräumen

Sogenannte „Flaschenhalsereignisse" sollen den Lauf evolutiver Änderungen beschleunigen. Ein Flaschenhalsereignis liegt dann vor, wenn einige wenige Individuen eine neue Population aufbauen (CARSON & TEMPLETON 1984). Die Besiedlung neuer Inseln durch wenige Neuankömmlinge ist ein solches Ereignis, das auch künstlich herbeigeführt werden kann. Unterscheidet sich nun das Habitat des neuen Lebensraum vom alten, so sollte ein (mikro)evolutiver Prozeß einsetzen. LOSOS et al. (1997) haben nun 1977 und 1981 Leguane der Art *Anolis sagrei* (Abb. 1) auf verschiedenen Inseln der Karibik ausgesetzt, auf denen sie vorher nicht vorkamen. Es wurden entweder fünf oder zehn Echsen von der Insel Staniel Cay im Geschlechterverhältnis 2:3 (Männchen zu Weibchen) auf verschiedenen Nachbarinseln ausgesetzt. Staniel Cay ist etwa 3x1 km groß und mit einer dichten Vegetation aus Buschwerk und einem kleinen Wald bestanden (COKER 1905). Demgegenüber unterscheiden sich die Nachbarinseln deutlich. Sie haben lediglich eine niedrige Vegetation und kaum Bäume.

Hypothesen über die Anpassungen

Aus Untersuchungen über verschiedene *Anolis*-Populationen in der Karibik war bekannt, daß die Länge der Hinterbeine mit der Art der Vegetation korreliert ist (LOSOS et al. 1994). Die Hinterbeine sind

Abb. 1:
Brauner Anolis
(Anolis sagrei)

um so länger, je dicker die Äste und damit die Sitzmöglichkeiten sind. Vermutlich hängt dies damit zusammen, daß sich Echsen mit langen Hinterbeinen auf dicken Zweigen schneller fortbewegen können, während auf dünnen Zweigen die Gefahr des Herunterfallens besteht. Kürzere Beine scheinen im letzten Fall passender zu sein. Aufgrund dieser Überlegungen leiteten Losos et al. (1997) zwei Voraussagen über die Richtung der Evolution von *Anolis* ab: (1) Der Grad der morphologischen Mannigfaltigkeit von einzelnen Inselpopulationen im Vergleich zu der auf Staniel Cay sollte um so größer sein, je unterschiedlicher die Vegetation der neuen Insel ist; und (2) innerhalb der Populationen sollte eine positive Beziehung zwischen der Hinterbeinlänge und dem mittleren Durchmesser der Zweige nachweisbar sein.

Im Mai 1991 wurden von den Inseln, die noch Leguanpopulationen beherbergten, Männchen gefangen und vermessen. Auf Staniel Cay wurden insgesamt 41 männliche Leguane eingefangen und untersucht.

Ergebnisse und Vergleiche

Tatsächlich zeigte sich, daß 90% aller vermessenen Inselpopulationen mit relativ hoher Signifikanz kürzere Beine haben. Mit nicht ganz so hoher Signifikanz hatten Inselpopulationen eher größere Zehenlappen und eine höhere Körpermasse. Es entwickelten sich also 90% aller Inselpopulationen in die vorausgesagte Richtung. Auch die erste Hypothese konnte mit den Ergebnissen untermauert werden: Je stärker sich die Vegetation der neuen Inseln von Staniel Cay unterschied, um so größer waren die morphologischen Variationen.

Diese schnellen mikroevolutiven Änderungen sind an sich nicht erstaunlich und wurden schon bei anderen Tieren gefunden. Vergleichbare Befunde publizierte Grant (1991) über die Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln. Schon ein einziger heißer Sommer ließ die durchschnittliche Schnabelgröße ansteigen. Weller (1995) beschreibt eine schnelle Änderung im Zugverhalten von Mönchsgrasmücken und Fehrer (1997) liefert eine Zusammenfassung über die extrem schnelle Artentstehung bei Buntbarschen in den großen afrikanischen Seen.

Bemerkenswert an der Untersuchung an *Anolis* ist nach Meinung der Autoren der deutliche Zusammenhang zwischen Vegetationsart und Beinlänge. Interessant sei auch, daß die meisten *Anolis*-Populationen überlebten und es ihnen gelang, sich an die neue Umwelt anpassen. Auf einer Insel etablierte sich eine stabile Population von ca. 700 Tieren.

Die hier an einer *Anolis*-Art durchgeführte Untersuchung zeigt im Vergleich mit Forschungen an verschiedenen *Anolis*-Arten in anderen Gebieten, daß die im kleinen gemachten Beobachtungen sich auf größere Gebiete übertragen lassen. In der Karibik kommen insgesamt 150 verschiedene *Anolis*-Arten vor, mehr als 250 sind in Zentral- und Südamerika zu finden. In beiden Fällen korrespondieren Unterschiede in der Beinlänge mit dem Habitat. Am größten sind dabei die Unterschiede zwischen den Arten der Großen Antillen.

Spekulationen: Mikro- und Makroevolution

Die weitere Argumentation von Losos et al. (1997) ist aber durchaus spekulativ: Die im Kleinen gefundenen Unterschiede – klein sowohl geographisch als auch zeitlich – sollen sich im Großen (großes Gebiet, lange Zeiträume) widerspiegeln. Makroevolution, so die Autoren, könnte vielleicht großgeschriebene Mikroevolution sein. Leider versäumen sie, eine genaue Definition für Mikro- und Makroevolution zu geben. Nach dem bisherigen Wissen über Grundtypen (Scherer 1993) gehören wohl zumindest alle Angehörigen einer Gattung zu einem Grundtyp. Dies würde bedeuten, daß alle *Anolis*-Arten zu einem Grundtyp gehören und sich damit durch mikroevolutive Prozesse aus einer Stammform entwickelt haben. Makroevolution dagegen bedeutet nicht nur Variation von Vorgegebenem (z.B. längere oder kürzere Beine), sondern die Entstehung neuartiger Strukturen (z.B. Beine statt beinloser Vorfahren, Junker & Scherer 1992). Solche makroevolutiven Vorgänge werden für die Artbildung innerhalb der Gattung *Anolis* nicht benötigt.

Modifikationen?

Als letztes diskutieren die Autoren die Idee, ob die beobachteten Unterschiede der Leguane tatsächlich auf genetischen Veränderungen beruhen, oder ob es sich lediglich um Modifikation handelt. Als bekanntes Beispiel für deutlich sichtbare Modifikationsmöglichkeiten gilt der Löwenzahn. Dieselbe Pflanze wächst an einem trockenen Standort mit kleinen, stark gesägten Blättern, an einem feuchten aber mit großen, kaum gesägten Blättern. Bei *Anolis* könnte es ja sein, daß die Beine, je nachdem, mit welchem Untergrund sie in Berührung kommen, verschieden lang wachsen. Das würde heißen, daß

das Erbgut dieser Tiere äußerst plastisch wäre und der Phänotyp, also das Erscheinungsbild, eine große Umweltkomponente beinhaltet (vgl. JUNKER 1993). Diese Vermutung sollte experimentell testbar sein.

Klaus Neuhaus

Literatur

CARSON HL & TEMPLETON AR (1984) Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. *15*, 97-131.

COKER WC (1905) The Bahama islands (ed. SHATTUCK GB), MacMillan, New York, pp 185-270.

FEHRER J (1997) Explosive Artbildung bei Buntbarschen in ostafrikanischen Seen. Stud. Int. J. *4*, 51-55.

GRANT PR (1991) Aktuelle Selektion bei Darwinfinken. Spektrum Wiss. 12/91, 64-72.

JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg.) Typen des Lebens. Berlin, S. 31-45.

JUNKER R & SCHERER S (1992): Entstehung und Geschichte der Lebewesen. Gießen, S. 25-27.

LOSOS JB, IRSCHICK DJ & SCHOENER TW (1994) Adaptation and constraint in the evolution of specialization of Bahamian *Anolis* lizards. Evolution *48*, 1786-1798.

LOSOS JB, WARHEIT KI & SCHOENER TW (1997) Adaptive differentiation following experimantal island colonization in *Anolis* lizards. Nature *387*, 70-73.

SCHERER S (Hg, 1993) Typen des Lebens. Berlin.

WELLER AA (1995) Strategien und mikroevolutive Entwicklungen des Zugverhaltens von Singvögeln. Stud. Int. J. *2*, 12-15.

Vögel – keine „verkappten" Schuppentiere

Über die Herkunft der Federn

Der Besitz von Federn kennzeichnet die Vögel gegenüber allen anderen Wirbeltierklassen. Bekanntermaßen ist das Gefieder sowohl für die Wärmeregulation als auch die Fähigkeit des Fliegens von entscheidender Bedeutung. Bisher wurde die Frage nach der evolutiven Herkunft der Federn unter der Annahme der Abstammung der Vögel von den Reptilien gedeutet. Die Federn wurden dabei als von Reptilienschuppen abgeleitet betrachtet. Damit wurden bereits subjektive Rahmenbedingungen für stammesgeschichtliche Deutungen geschaffen. Die angenommene Homologisierung (→ Kasten) von Federn und Schuppen beruht nach BRUSH (1996) ausschließlich auf dem morphologischen Erscheinungsbild, das man als „groben" Bauplan bezeichnen könnte; der hohe Grad an Spezialisierung bei Vogelfedern (z.B. aerodynamische Eigenschaften) wurde jedoch bislang kaum berücksichtigt. So ist evolutionstheoretisch unklar geblieben, in welchem funktionalen Zusammenhang Federn phylogenetisch erstmals aufgetreten sein könnten (HECHT et al. 1985) und ob beispielsweise frühe Vogelformen überhaupt flugfähig waren (vgl. z. B. RAYNER 1991). Eine Homologisierung würde außerdem Ähnlichkeiten auf allen Ebenen der Organisation der beiden Strukturen verlangen, von molekularen Ebene bis zur Ebene der äußeren Gestalt.

Homologie

Unter Homologie wird die Gleichwertigkeit von Strukturen oder Organen im Bau und in der Lage im Organismus verstanden, unabhängig von deren Funktion. Der Homologiebegriff wird auch oft im Sinne der Abstammungslehre interpretierend verwendet und meint dann Organe oder Strukturen, die von einem postulierten gemeinsamen Vorläuferstadium phylogenetisch ableitbar sind. Auf die grundsätzliche Problematik des Homologiebegriffs wird hier nicht eingegangen (vgl. JUNKER 1995).

Daher versuchte BRUSH (1996) einen anderen als den kausalen bzw. originären Ansatz (d.h. warum Federn evolvierten bzw. woher sie stammen), indem er unabhängig von phylogenetischen Aspekten die mechanistischen Grundlagen des plötzlichen Auftauchens von Federn erforschte. Das Problem der ursprünglichen Funktion der Federn ergibt sich nach BRUSH vor allem aus der Tatsache, daß Federn übergangslos, d.h. ohne „missing links" zu den Schuppen und damit quasi als modernes Merkmal bereits bei den sog. Urvögeln erscheinen. Zudem bestehen erhebliche Unterschiede in allen Organisationsaspekten beider Strukturen, von der molekularen Ebene über regulatorische Vorgänge bis hin zur Morphogenese (Formbildung) und gewebsspezifischen Expression, woraus sich die einzigartige Stellung der Federn begründet.

Das Hauptaugenmerk der Studie lag auf der Untersuchung der Federstrukturproteine. Federn sind aus Grundbausteinen, den sog. ϕ-Keratinen, aufgebaut. Die Keratine werden in speziellen Follikelzellen gebildet, wo sie zu Mikrofilamenten bzw.

Abb. 1: Feinstruktur der Vogelfeder, oben: rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, ca. 200fach vergrößert. Der Verhakungsmechanismus der Federstrahlen funktioniert nach dem Prinzip des Reißverschlusses. (Die Bogenstrahlen sind teilweise abgeschnitten.) Unten: Reptilschuppen (von einer Schlange) im rasterelektronenmikroskopischen Bild. (Aufnahmen: Brigitte FRIEDRICH)

Fasern, den Strukturelementen der Federn, zusammengelagert werden. Die Regulation der beteiligten Tandemgene sowie die weitere Morphogenese erfolgt in verschiedenen Geweben auf unterschiedliche Weise. Grundsätzlich erscheinen als Genprodukte aber Keratinmonomere in zwei verschiedenen Größen, wobei sich die Tertiärstruktur der Moleküle spontan bildet. Die anschließende Filamentbildung unterscheidet sich auch grundsätzlich von der Morphogenese der z.B. bei Säugetieren, aber auch bei Vögeln auftretenden α-Keratine (z.B. der Haare). So begünstigen vielfache Cystinreste den Filamentaufbau und bewirken die Unlöslichkeit der ϕ-Keratine.

Als eine Konsequenz dieser seriellen Synthese und Regulation der Federproteine, an der auch Adhäsionsmoleküle beteiligt sind, erscheinen die Federästchen im Feinaufbau äußerst homogen. Hieraus ergibt sich auch ein besonders flexibler, aber dennoch relativ stabiler Aufbau der Mikrofilamente bzw. Fasern. Raum-Zeit-Veränderungen des Gefieders, z.B. bei Mauser oder altersbedingtem Wechsel, unterliegen zusätzlicher hormoneller Kontrolle.

Faßt man die Aussagen von BRUSH zusammen, bleibt damit die Kernfrage, woher Federn eigentlich stammen, unbeantwortet. Zwar wird aufgrund gemeinsamer Aminosäure- und Gensequenzen vermutet, daß alle Keratingene einen gemeinsamen Vorläufer haben könnten. Doch gibt die Entstehung der Genstruktur (vermutlich wurden ϕ-Keratingene ursprünglich aus Teilen dreier anderer Gene zusammengelagert) keinen Aufschluß über phylogenetische Zusammenhänge, da zwingende Übereinstimmungen von Proteinsequenzen bei Federn gegenüber Schuppen oder anderen epidermalen Ausprägungen wie Klauen oder Schnäbel nicht existieren. Somit erweist sich aufgrund signifikanter

Federn sind höchst ungeeignet, eine phylogenetische Abstammung der Vögel von den Reptilien zu begründen.

Unterschiede in der Genstruktur, Proteinsequenzen und -struktur, Morphogenese und follikelspezifischen Entwicklung die Bildung der Federn in jeder Hinsicht als andersartig gegenüber Reptilienschuppen. Der morphologisch-funktionale Aspekt als Homologiekriterium ist somit nicht länger zu rechtfertigen. Daraus muß die Schlußfolgerung gezogen werden, daß Federn höchst ungeeignet sind, eine phylogenetische Abstammung der Vögel von den Reptilien zu begründen. Möglicherweise ist dieser Befund auch auf andere Synapomorphien der Vögel (abgeleitete, „höherentwickelte" vogelspezifische Strukturen, z.B der Hornschnabel) übertragbar.

André Weller

Literatur

BRUSH AH (1996) On the origin of feathers. J. Evol. Biol. *9*, 131-142.

HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds, 1995) The beginnings of birds. Proc. Internat. Archaeopteryx Conf. Eichstatt, 1984.

JUNKER R (1995) Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß? Stud. Int. J. *2*, 19-26.

RAYNER JMV (1991) Avian flight evolution and the problem of *Archaeopteryx*. In: JMV RAYNER & RJ WOOSTEN (eds.), Soc. Exptl. Biol. Seminar Series 36, *pp 183-211.*

Fossile DNA vor dem Aus?

Publikationen über DNA aus fossilen Überresten ehemaliger Lebewesen wurden in der Öffentlichkeit von Beginn an mit großem Interesse verfolgt. In der Fachliteratur waren die Veröffentlichungen schon immer von kritischen, zur Vorsicht mahnenden Kommentaren begleitet (keine reproduzierten Ergebnisse, Gefahr falscher positiver Ergebnisse durch unbemerkte und nur schwer nachzuweisende Verunreinigungen).

POINAR et al. (1996) hatten erstmals eine von fossiler DNA unabhängige Kontrollmöglichkeit vorgestellt: Vergleich der Razemisierungsgeschwindigkeit von Aminosäuren (v.a. Asparaginsäure) mit der Zerstörung von DNA-Makromolekülen (Depurinierung, Strangbruch) (BINDER 1996, 1997). Unter Anwendung ihrer Methode zeigten die Autoren, daß Meldungen über den positiven Nachweis von DNA-Fragmenten aus Fossilien, die nicht als Einschlüsse in Bernstein vorliegen, mit großer Wahrscheinlichkeit auf Artefakte zurückzuführen sind. Ihre Ergebnisse ließen jedoch die Vermutung zu, „daß eine Einbettung in Bernstein Bedingungen schaffen könnte, die für eine Erhaltung von Nukleinsäuren über lange Zeiträume geeignet sind."

AUSTIN et al. (1997) versuchten, bereits publizierte Daten über fossile DNA aus Bernsteininklusen zu reproduzieren. Ihre Ergebnisse fassen sie in folgenden Worten zusammen: „Von vielen Millionen Jahre alten, in Bernstein konservierten Insekten liegen Beschreibungen von scheinbar alter DNA vor. In intensiven Versuchen, diese DNA-Sequenzen mit in Bernstein eingeschlossenen Bienen oder Fliegen zu reproduzieren, gelang es nicht, authentische alte DNA von Insekten nachzuweisen. Die Nichtreproduzierbarkeit legt den Schluß nahe, daß DNA auch nicht in Bernstein, dem verheißungsvollsten Konservierungsmittel für Fossilien, über Millionen Jahre erhalten bleibt."

AUSTIN und seine Mitarbeiter untersuchten 15 Objekte: 10 stachellose Bienen (*Proplebeia dominicana*), jeweils in einem Stück Dominikanischem Bernstein eingeschlossen (Oligozän); 3 Bienen (*Trigona gribodoi*) aus Afrikanischem Kopal (Quartär); und 2 kleinere Fliegen (*Megaselia* sp. und *Pulciphora* sp.) ebenfalls in Dominikanischem Bernstein. Das Alter für Dominikanischen Bernstein wird mit 25-35 Millionen Jahren, für Afrikanischen Kopal mit weniger als 2 Millionen Jahren angegeben. Alle Arbeiten wurden unter größtmöglichen Sicherheitsvorkehrungen in einem abgelegenen Labor durchgeführt, in welchem zuvor noch keine Untersuchungen an DNA vorgenommen worden waren. Diese Vorsichtsmaßnahmen wurden getroffen, um die Gefahr von Kontaminationen so gering wie möglich zu halten.

Für den Nachweis authentischer fossiler DNA wurden (in Anlehnung an frühere Autoren) folgende Kriterien formuliert:

1. Negativ-Kontrollen: Blindproben und PCR-Negativ-Kontrollen dürfen keine spezifischen, durch PCR vervielfältigte Produkte beinhalten (PCR: Polymerase Kettenreaktion; Technik zur Vervielfältigung von DNA-Sequenzen).

2. Reproduzierbarkeit: Von denselben Extrakten und aus verschiedenen Fossilien und aus unterschiedlichen Organismen derselben Art sollten durchweg und wiederholbar identische Sequenzen erhalten werden.

3. Phylogenetische Konsistenz: Die erhaltenen Sequenzen sollten zweifelsfrei in einer phylogenetischen Analyse Ähnlichkeit mit DNA-Sequenzen anderer Insekten zeigen. Die Ergebnisse sollten genetisch verträglich sein mit der vermuteten Herkunft aus Insekten.

Für die PCR wurden insgesamt 15 verschiedene Primer (kurze DNA-Ketten, welche an den gesuchten DNA-Abschnitt binden und für den Start der PCR erforderlich sind) eingesetzt, darunter jene, die in Arbeiten anderen Autoren erfolgreich verwendet worden waren, sowie neu konzipierte. Die PCR wurde routinemäßig Positiv-Kontrollen unterzogen und ergab ausgehend von ca. 10 Startmolekülen DNA-Fragmente der korrekten Größe. Zu jedem Versuchsansatz wurden Negativ-Kontrollen durchgeführt. In fast allen untersuchten Fällen (insgesamt: 156 PCR-Versuche mit Extrakten aus fossilen Insekten, 334 PCR-Kontrollexperimente) konnte keine durch PCR vervielfältigte DNA gefunden werden. In 20 Fällen konnten PCR-Produkte nachgewiesen werden, in Kontroll-Experimenten erwiesen sich diese jedoch als Artefakte (z.B. Kontaminationen).

Nach ausführlicher Diskussion möglicher Ursachen für dieses Negativ-Ergebnis stellen die Autoren zunächst nüchtern fest: „Unsere Negativ-Ergebnisse stehen im Widerspruch zu den bisher behaupteten Extraktionen fossiler DNA aus in Bernstein eingeschlossenen Insekten." Sie schließen mit den Feststellungen: „Obwohl kein Negativ-Ergebnis die Existenz alter DNA aus in Bernstein erhaltenen Fossilien widerlegen kann, zeigt unser Ergebnis, daß die Gewinnung von geologisch alter DNA aus Bernstein-Einschlüssen nicht reproduzierbar ist." Für die Autoren ist klar, „daß die vorrangige Bedeutung von in Bernstein erhaltenen Fossilien in ihrer hervorragenden morphologischen Erhaltung und nicht in irgendwelchen erhaltenen DNA-Bruchstücken liegt, deren Existenz bestenfalls als spekulativ zu bezeichnen ist."

Vor der Publikation von AUSTIN und seinen Mitarbeitern wurde bereits in zwei Arbeiten auf miß-

lungene Versuche, fossile DNA aus Bernsteininklusen zu extrahieren und zu analysieren, hingewiesen (HOWLAND & HEWITT 1994, PAWLOWSKI et al. 1996).

Diese kritischen Arbeiten über die Nachweisbarkeit fossiler DNA aus Bernsteininklusen kühlen die aufgeheizte Atmosphäre etwas ab. Es bleibt zu hoffen, daß dieser wiedergewonnene Freiraum genutzt wird, um abseits der populären Sensationsmeldungen das Potential der PCR-Methoden für die Untersuchung fossiler DNA auszuloten.

Harald Binder

Literatur

AUSTIN JJ, ROSS AJ, SMITH AB, FORTEY RA & THOMAS R (1997) Problems of reproducibility – does geologically ancient DNA survive in amber-preserved insects? Proc. R. Soc. Lond. B *264*, 467-474.

BINDER H (1996) Fossile DNA = alte DNA? Stud. Int. J. *3*, 86-87.

BINDER H (1997) Wie lange bleiben DNA-Moleküle erhalten? Zur chemischen Stabilität fossiler DNA. Stud. Int. J. *4*, 14-21.

HOWLAND DE & HEWITT GM (1994) DNA analysis of extant and fossil beetles. In: Biomolecular palaeobiology: Lyell Meeting volume. NERC Earth Sciences Directorate, Special Publication No. 94/1, pp 49-55.

PAWLOWSKI J, KMIECIAK D, SZADZIEWSKI R & BURKIEWCZ A (1996) Attempted isolation of DNA from insects embedded in Baltic amber. Inclusion *22*, 12-13.

POINAR HN, HISS M, BADA JL & PÄÄBO S (1996) Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA. Science, *272*, 864-866.

Altpaläolithische Holzspeere bestätigen hohe Fertigkeiten des Frühmenschen

Hartmut THIEME vom Institut für Denkmalpflege des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes hat im Braunkohlerevier von Schöningen am Rande des Harzes seit 1995 sensationelle Funde gemacht: Er entdeckte mehrere vollständig erhaltene Holzspeere aus ca. 400.000 Jahre alt datierten Ablagerungen (THIEME 1997; Abb. 1).

Abb. 1: Altpaläolithisches Wildpferd-Jagdlager Schöningen, Landkreis Helmstedt, Blick in den Fundhorizont mit dem weitgehend freigelegten Wurfspeer II (Fichte, Picea sp.), Spitze im Vordergrund, Länge ca. 2,30 m. In der Grabungsfläche befinden sich Knochen (Jagdbeutereste), direkt rechts neben Speer II ein Pferdeschädel. Links: Dr. Hartmut THIEME. (Foto: Peter PFARR, Institut für Denkmalpflege, Hannover, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Zunächst einmal beenden diese Entdeckungen den Streit um die Frage, ob *Homo erectus* ein Jäger war. Aufgrund von Steinwerkzeugfunden im Zusammenhang mit fossilen großen Säugetieren wurde bis in die sechziger Jahre hinein allgemein die These vertreten, daß *Homo erectus* ein eifriger Großwildjäger war. Später wandten sich zahlreiche Wissenschaftler von dieser Auffassung ab, da ihrer Meinung nach Belege dafür fehlten, daß die vom Frühmenschen gegessenen Tiere auch tatsächlich von ihm gejagt wurden. Es entstand die Vorstellung vom aasverzehrenden Frühmenschen. Schon lange gibt es aber einen Hinweis auf den Gebrauch von Speeren in der Frühzeit des Menschen (Altpaläolithikum). Bereits 1911 wurde bei Clacton/England aus Ablagerungen, die ca. 300.000 Jahre alt datiert werden, die Spitze einer möglichen Stoßlanze entdeckt (OAKLEY et al. 1977, TOTH 1988). Mit den neu entdeckten Speeren ist nun unzweideutig bewiesen, daß *Homo erectus* große Tiere gejagt hat. Ein rundes Loch im Schulterblatt eines ca. 500.000 Jahre alt datierten Nashornes aus Boxgrove/England ist ein weiterer jüngster Hinweis dafür (DENNELL 1997).

Die Speere von Schöningen geben durch ihre Herstellungstechnik aber noch wesentlich bemerkenswertere Einblicke in die Fähigkeiten von *Homo erectus*. Jeder Speer wurde aus einem eigenen 30 Jahre alten Fichtenstamm hergestellt. Alle Speerspitzen stammen von der Basis des Stammes, wo

das Holz am härtesten ist. Jeder Speer hat die gleiche Proportion wie moderne Speere mit maximaler Dicke und größtem Gewicht (Schwerpunktszentrum) im vorderen Bereich und einem langen hinteren Teil, das sich zum Ende hin verjüngt (THIEME 1997). Die Herstellung der Speere beanspruchte einen beträchtlichen Einsatz an Fähigkeiten und Zeit. Ein entsprechender Baum mußte ausgewählt und gefällt werden. Die Zweige und die Rinde wurden entfernt. Aus dem Stamm wurde die Grobform des Speeres hergestellt. Anschließend erfolgte die Feinbearbeitung bis zur endgültigen Form des Speeres. Man erkennt hier eine intensive Planung, einen anspruchsvollen Entwurf und Geduld beim Schnitzen des Holzes. Alle diese Fähigkeiten wurden bisher nur dem modernen Menschen zugebilligt (DENNELL 1997).

Die Zeit ist (über?)reif für eine Korrektur des gängigen Bildes vom Frühmenschen *(Homo erectus,* archaischer *Homo sapiens*). *Homo erectus* wird in der Paläanthropologie immer noch als geistig tiefstehendes Wesen ohne Sprache in unserem Sinne angesehen (siehe TOTH & SCHICK 1993 und STRINGER & MCKIE 1996). Herstellung und Gebrauch der Holzspeere von Schöningen widersprechen dieser Vorstellung entschieden. Darüber hinaus existiert eine Anzahl weiterer menschlicher Artefakte aus dem

> Die Zeit ist reif für eine Korrektur des gängigen Bildes vom Frühmenschen

Altpaläolithikum, die mit der Vorstellung eines primitiven Frühmenschen nicht vereinbar sind (BEDNARIK 1992, ZIEGERT 1995, BAHN 1996). Hier muß insbesondere die älteste Skulptur von dem Acheuléenort Berekhat Ram/Israel genannt werden (Abb. 2). Es handelt sich um ein kleines Stück vulkanischen Gesteins, das 233.000 – 800.000 Jahre alt datiert wird. Der einer weiblichen Figur ähnelnde Stein weist Einkerbungen um den Hals und entlang der Arme auf (GOREN-INBAR 1986). Mikroskopische Untersuchungen haben gezeigt, daß diese Gruben kein Naturprodukt, sondern das Ergebnis menschlicher Bearbeitung sind (MARSHACK 1995, BAHN 1996). Aus solchen Funden muß der Schluß gezogen werden, daß schon der Frühmensch die kognitiven Voraussetzungen für ein dem modernen Menschen in allen Aspekten vergleichbares Verhalten besaß.

Michael Brandt

Abb. 2: Eine weibliche Figur aus vulkanischem Gestein vom Archeuléenort Berekhat Ram, Israel (nach GOREN-INBAR 1986). Mit einem datierten Alter von 233.000 - 800.000 Jahren ist es die älteste bekannte figürliche Darstellung.

Literatur

BAHN PG (1996) Further back down under. Nature *383*, 577-578.

BEDNARIK RG (1992) Palaeoart and archaeological myths. Cambridge Archeol. J. *2*, 27-57.

DENNELL R (1997) The world's oldest spears. Nature *385*, 767-768.

GOREN-INBAR N (1986) A figurine from Acheulian site of Berekhat Ram. Mt-tequfat ha-even *19*, 7-12.

MARSHACK A (1995) On the „geological" explanation of the Berekhat Ram figurine. Curr. Anthrop. *36*, 495.

OAKLEY KP, ANDREWS P, KEELEY LH & CLARK JD (1977) A reappraisal of the Clacton spearpoint. Proc. Prehist. Soc. *43*, 13-30.

STRINGER C & MCKIE R (1996) Afrika – Wiege der Menschheit. München.

THIEME H (1997) Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. Nature *385*, 807-810.

TOTH N (1988) Spear. In: TATTERSALL I, DELSON E & VAN COUVERING J (eds) Encyclopedia of human evolution and prehistory. New York & London, pp 535-536.

TOTH N & SCHICK KD (1993) Early stone industries and inferences regarding language and cognition. In: GIBSON K & INGOLD T (eds) Tools, language and cognition in human evolution. Cambridge, pp 346-362.

ZIEGERT H (1995) Neue Lebensbilder des Menschen an altsteinzeitlichen Sahara-Seen. II. Das neue Bild des Urmenschen. Uni-HH-Forschung: Wissenschaftsberichte aus der Universität Hamburg, Nr. *XXX*, 9-15.

Planetare Vagabunden – Risiko für die Erde?

Neue Ergebnisse zum Dinosauriersterben?

Am Abend des 9. Oktober 1992 ereignete sich in Johnstown, Pennsylvania, ein Naturschauspiel besonderer Art. Ein gleißender Feuerball, heller als der Vollmond, zog mit der atemberaubenden Geschwindigkeit von 50.000 Kilometern pro Stunde in nordöstlicher Richtung seine Bahn über den Nachthimmel. Immer wieder lösten sich während des 700 Kilometer langen Fluges durch die Atmosphäre kleinere Feuerkugeln mit leuchtenden Schweifen ab, blieben hinter der Hauptmasse zurück und verglühten schließlich. Obwohl schon allein diese Leuchterscheinungen beim Fall des Meteoriten Peekskill als spektakulär einzustufen waren, ließ es sich der kosmische Vagabund nicht

nehmen, bei seinem Aufprall im Staat New York auch noch das Heck eines parkenden Personenwagens zu durchschlagen. Augenzeugen erstellten Videoaufnahmen der Leuchtspur, so daß amerikanische und kanadische Astrophysiker die interplanetare Bahn dieses Meteoriten zurückberechnen konnten. Dabei stellte sich heraus, daß der sonnenfernste Punkt zwischen dem Planeten Mars und Jupiter gelegen hatte. Hier befinden wir uns im Reich der Kleinplaneten, die mit Größen zwischen 1000 Kilometern und nur wenigen Metern im sogenannten Asteroidengürtel zu Hunderttausenden ihre Bahn um die Sonne ziehen (METZLER 1996). Zusammenstöße führen immer wieder zu Störungen oder Absprengungen von Bruchstücken, die als Meteorite auf erdbahnkreuzende Bahnen gelangen und teilweise mit der Erde zusammenstoßen können.

Auch Kometen sind zu den potentiell gefährlichen kosmischen Geschossen zu rechnen. Uns sitzt noch der Schrecken in den Gliedern, wie unbeachtet von der Fachwelt der japanische Hobbyastronom HYAKUTAKE beim Blick durch sein Fernglas am 31. Januar 1996 seinen Kometen entdeckte. Vier Wochen später stand eine spektakuläre Kometenerscheinung am Himmel. Nahezu ebenso dramatisch gestaltete sich die Erscheinung des Jahrhundert-Kometen Hale-Bopp im Frühjahr diesen Jahres. Diese Objekte sind der Erde glücklicherweise nicht bedrohlich nahe gekommen, haben uns aber auf das Gefahrenpotential von außen erneut aufmerksam gemacht.

Muß die Menschheit darauf gefaßt sein, daß sie eine Katastrophe von außen ereilt, ähnlich wie beim Aussterben der Dinosaurier angenommen? Wissenschaftler sind sich über den Grad der Gefährdung nicht einig. Einige halten es für schlicht undenkbar, daß in absehbarer Zeit ein Körper mit der Erde zusammenstoßen könnte. Andere wiederum halten das Risiko, durch einen Einschlag eines solchen Himmelskörpers ums Leben zu kommen, für größer als das, mit einem Flugzeug abzustürzen. Deshalb werden heute weltweite Anstrengungen angestellt, um erdnahe Objekte zu entdecken, zu verfolgen und zu charakterisieren, um der Diskussion eine solide Basis zu geben.

Über den Untergang der Dinosaurier wurde viel spekuliert. Seit der Entdeckung ungewöhnlicher Anreicherungen des in Meteoriten häufigen Elements Iridium in den Schichten wenig oberhalb der letzten gesicherten Dinosaurierfunde wird lebhaft ein Meteoriteneinschlag als Ursache diskutiert. Weitere Indizien, wie geschockte Quarze und Hochdruckmodifikationen von Mineralien, stützen diese Hypothese. Der „passende" Krater wurde indes lange Zeit nicht gefunden. In den letzten Jahren hat sich in diesem Umfeld einiges getan. Insbesondere Bohrkernanalysen erbrachten eine weitere Bestätigung für ein Impaktereignis.

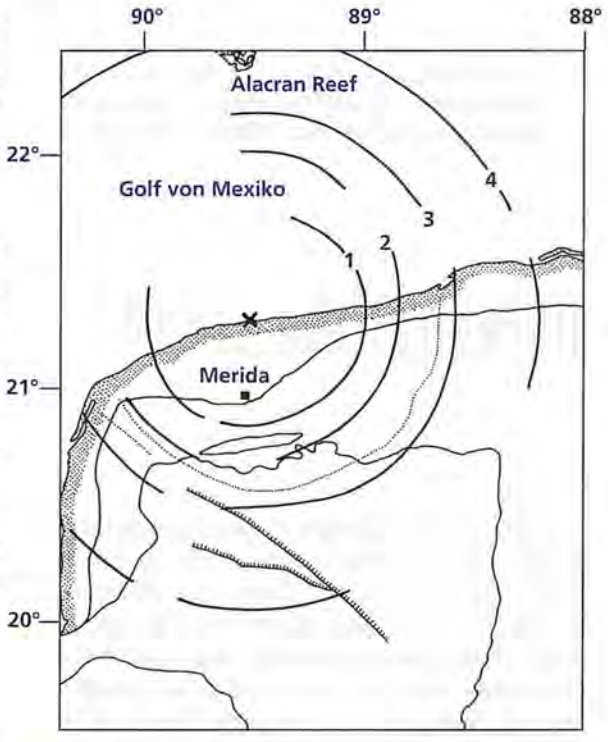


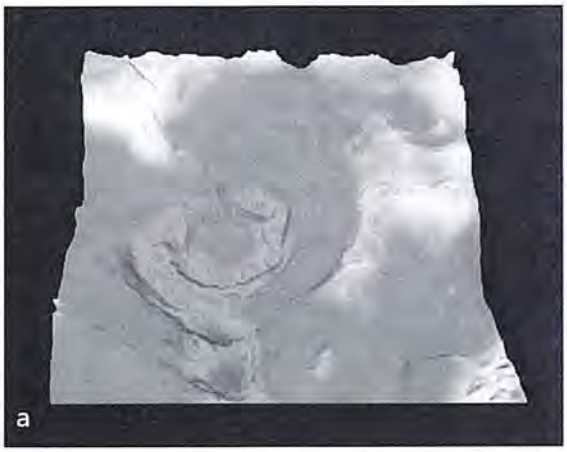
Abb. 1: Grundriß der Einschlagsformation im Uferbereich des Golfs von Mexiko bei Yukatan. Die Skalen zeigen die geographische Breite bzw. Länge des Einschlagsortes an. Der mit X bezeichnete Ort gilt als Einschlagszentrum, während die mit 1 bis 4 gekennzeichneten Kreisstrukturen die Kraterwälle des Multi-Ring-Beckens andeuten. (Nach SHARPTON 1995).

Entdeckung eines verdächtigen Kraters. Mittels Radaraufnahmen aus dem Space Shuttle im April 1994 wurde am Rande der mexikanischen Halbinsel Yukatan nördlich von Chicxulub in dreidimensionalen Bildern eine Kraterformation dokumentiert, die von der Größe und der Altersabschätzung dem Dinosauriersterben zugeordnet werden kann. Die Darstellung in Abb. 1 zeigt schematisch die ringförmigen Strukturen als Hinweis auf einen Einschlagskrater an der Küste des Golfs von Mexiko bei Yukatan. Abb. 2a zeigt das Ergebnis einer 3D-Darstellung der Kraterformation mittels Radar aus dem Weltraum, während in Abb. 2b Einzelheiten eines Ringwalls erkennbar sind. Um diesen rund 170 Kilometer großen Krater (andere Quellen sprechen von bis zu 300 Kilometern) zu erzeugen, mußte der einschlagende Meteorit zwischen zehn und zwanzig Kilometer Durchmesser gehabt haben. Die damaligen Geschehnisse kamen einem Weltuntergang gleich: Ein gigantischer Feuerball fuhr nieder und ein brachialer Schlag erschütterte die Erdkruste, löste weltweit Erdbeben und verheerende Flutwellen – sogenannte Tsunamis – aus und schleuderte Unmengen verdampften Gesteins sowie Staub in die obere Atmosphäre. Eine monatelange Dunkelheit senkte sich über die Erde, saurer Regen fiel hernieder und der langsam absinkende Staub bedeckte den Boden mit Schichten unterschiedlicher Dicke. Ein entsprechendes Einschlagsszenario ist in Abb. 3 dargestellt.

Fossilien von Dinosauriern und von vielen anderen damals existierenden Lebewesen lassen sich nur unter dieser Sedimentschicht finden: darüber fehlen sie. Vermutlich ist der Großteil der damaligen Fauna in einer verheerenden Kältewelle, die

der Explosion folgte, zugrunde gegangen.

Bald erwärmte sich aber die Atmosphäre wieder und ein über Jahrhunderte anhaltender Treibhauseffekt muß ebenso lebensvernichtend gewesen sein. Der Meteorit hatte nämlich die Erde an einer empfindlichen Stelle getroffen: Die Erdkruste im Einschlagsgebiet weist eine mächtige Kalksteinschicht auf; weniger als zwei Prozent der Erdkruste enthalten vergleichbare Mengen an karbonatischem Gestein (Gehrels 1996). Die Explosion verdampfte einen Großteil dieser Sedimente und setzte damit enorme Mengen Kohlendioxid frei, das gemeinsam mit anderen Treibhausgasen die Wärmestrahlung der Erde absorbierte, so daß vermutlich nicht die anfängliche Kälte, sondern die darauffolgende starke Aufheizung der Atmosphäre die erwähnte große Zahl aussterben ließ.



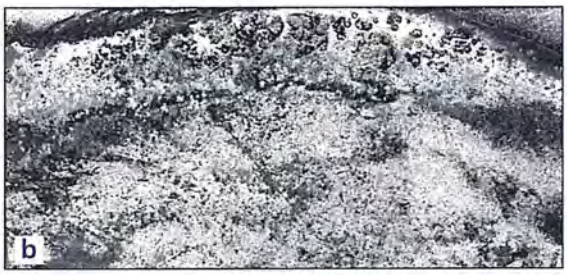


Abb. 2: **a** *Dreidimensionale Darstellung der Kraterformation mittels Radaraufnahme aus dem Space Shuttle. Das ermittelte Alter, seine Lage und Größe machen ihn zu einem der besten Kandidaten für eine globale Katastrophe für das Klima, die Tier- und die Pflanzenwelt. Zudem stimmen die Ergebnisse mit Untersuchungen anderer Wissenschaftler überein, die kreisförmige Gravitations- und Magnetfeldmuster in dieser Gegend ermittelt haben. (NASA/JPL Pasadena.)* **b** *Ausschnitt aus der kreisförmigen Kraterstruktur mit Einzelheiten des bedeckten Kraterwalls im südwestlichen Bereich. Das Bild wurde am 14. April 1994 vom Space Shuttle Endeavour aus im C- und X-Band aufgenommen. Die Strukturen wurden durch Überlagerung der verschiedenen Wellenlängen erhalten. Das 10 Kilometer breite, helle Band zeigt einen Mangroven-Sumpf. (NASA/JPL Pasadena.)*

Abb. 3: Darstellung eines Zusammenstoßes zwischen Asteroid und Erde aus der Sicht eines Künstlers.

Bohrkerne erhärten den Befund. „We have got the smoking gun." Mit dieser Erklärung trat der Leiter des internationalen Ocean Drilling Program ODP, Richard D. Norris, am 16. 2. 1997 vor die Presse.

Wissenschaftler an Bord der „Joides Resolution" verbrachten fünf Wochen östlich der Küste von Florida, um Bohrkerne aus den Sedimenten unter dem 3000 Meter tiefen Wasser zu bergen. Norris sprach von drei Schichten, die so noch nicht gesehen wurden:

- „happy-go-lucky ocean": Das war die tiefste Schicht, die Spuren von vielen Tieren enthielt und aus der Zeit vor dem Impakt-Ereignis stammen soll.
- Darüber kommt eine Lage, die mit kleinen grünen Glaskügelchen durchsetzt ist, die man für ursprüngliches Ozeanbodenmaterial hält; aufgrund der gewaltigen Energiefreisetzung beim Einschlag war es geschmolzen.
- Darüber findet sich eine rostbraune Lage, die Norris für Spuren des verdampften Meteoriten selbst hält. Diese Lage wurde auch schon anderweitig ermittelt und zeichnet sich durch einen hohen Iridiumgehalt aus.
- Direkt über der rostbraunen Lage liegt eine fünf Zentimeter dicke graue Schicht, die eine nahezu tote Welt repräsentiert. „It was not a completely dead ocean, but most of the species that are seen before are gone. There are just some very minute fossils. These were the survivors in the ocean." Soweit Richard D. Norris in einer Ankündigung seiner Entdeckung im Internet (Norris 1997).

Der Direktor für Geowissenschaften der National Science Foundation in den USA, Robert W. Corell, meinte, die Bohrkerne seien der bisher stärkste Beweis für das Auslöschen der Dinoaurier durch einen Meteoriteneinschlag. „In my point of view, this is the most significant discovery in geoscience in 20 years." Hier muß allerdings einschränkend gesagt werden, daß eine Reihe anderer Arbeiten zu diesem Gesamtbild beigetragen haben, so daß erst alle Indizien zusammengenommen ein Dinosauriersterben im Zusammenhang mit einem Einschlagsszenario wahrscheinlich machen.

Nun meint der Geochemiker Frank Kyte von der Universität von Kalifornien in Los Angelos Reste des Einschlagskörpers gefunden zu haben (Baier 1997).

Der Fundort liegt im Boden des nordwestlichen Nordpazifik, tausend Kilometer von der Einschlagstelle entfernt.

KYTES Entdeckung war kein Zufall. Er hatte in den Bohrkernen aus dem Pazifik nach Spuren der riesigen Staubwolken gesucht, die nach dem Einschlag über die Erde gezogen sein und die Sonne verdeckt haben mußten. Er fand sie in einer 10 Zentimeter dicken Schicht. An deren Boden fiel ihm in einem der Bohrkerne ein etwa drei Millimeter großes Stück Gestein auf. KYTES Vermutung, es könne ein Teil eines Meteoriten sein, verstärkte sich bei der Untersuchung. Sie ergab, daß das Stückchen reich an Metallen war, die auf der Erde selten anzutreffen sind, in Meteoriten aber häufiger vorkommen. Noch überzeugender hielt er den Nachweis feiner Körnchen aus 87% reinem Nickel in Mikrometergröße.

Die Schicht, in der KYTE den Meteoriten fand, hat einen hohen Gehalt an Trümmern und Stäuben, die aus dem Krater in Yukatan stammen müssen. Der Fund des Gesteinsstücks könnte auch die Ungewißheit beenden, ob der Einschlagskörper ein Komet oder ein Asteroid war: Freie Metalle kommen – soweit man heute weiß – in Kometen nicht vor.

Die Forschergruppe um den Geologen Walter ALVAREZ von der Universität von Kalifornien, Berkely, hatte dieses Impaktszenario im Jahre 1980 entworfen (ALVAREZ 1980). Anfangs fand diese Idee wenig Unterstützung, zeichnete sie doch ein zu katastrophisches Bild vom fossilen Faunenschnitt am Ende der Dinosaurierära. Heute ist es weitgehend akzeptiert, daß ein zehn bis zwanzig Kilometer großes Objekt mit Tausenden von Kilometern pro Stunde in die Erde raste und einen rund 200 Kilometer großen Krater schlug. Die dabei freigesetzte Energie war höher als die Summe der Explosionskraft aller bisher erzeugten Nuklearwaffen der Erde. Bei dieser Katastrophe apokalyptischen Ausmaßes sollen – so die vorherrschende Meinung in Wissenschaftskreisen – vor 65 Millionen Jahren rund 70% aller Spezies inklusive der letzten damals noch existierenden Dinosaurier ausgestorben sein.

Norbert Pailer

Literatur

METZLER K (1996) Kosmische Vagabunden als steinerne Zeugen, Mitteilungen der DFG 3/96.

GEHRELS T (1996) Kometen und Planetoiden – Risiko für die Erde? Spektrum der Wissenschaft, Nov. 1996.

NORRIS RD (1997) Asteroid really happen: Scientists find evidence of dinosaur killer, Nachricht im Internet von USA Today in Science vom 16. 1. 1997.

BAIER W (1997) Ein Stück vom Saurier-Killer? Sterne und Weltraum 5/1997.

ALVAREZ LW, ALVAREZ W, ASARO F & MICHEL HV (1980) Extraterrestrial cause of the Cretaceous-Tertiary extinction, Science *208*, 1095-1108.

SHARPTON VL (1995) Exploring the KT source crater: progress and future prospects, EOS, Transactions, American Geophysical Union, Vol. *76*, pp 534-538.

STREIFLICHTER

Große genetische Vielfalt in Gazellenpopulationen

Zwischen sechs Populationen von Grants Gazellen aus Kenya wurden extreme genetische Unterschiede in Nukleotidsequenzen der mitochondrialen Kontrollregion gefunden. Bis zu 14 Prozent Sequenzdivergenz treten zwischen den benachbarten Populationen auf, die weder durch geografische noch durch Vegetationsbarrieren voneinander getrennt sind (zum Vergleich: beim Menschen liegt dieser Wert bei 0,1-3,6%). Diese Variationen stimmen nicht mit heutigen Wanderungsbarrieren überein, so daß man davon ausgeht, daß die Populationen früher getrennt waren und erst vor kurzem sekundär in Kontakt kamen. Von der Grants Gazelle wurde eine Reihe von Unterarten beschrieben, die in Größe, Fellfarbe und Form der Hörner beträchtlich variieren. Über das Paarungsverhalten ist wenig bekannt. Die Populationen lassen sich zu drei Hauptgruppen zusammenfassen, zwischen denen es keine Vermischung zu geben scheint. Chromosomale Unterschiede, die häufig bei Gazellen beobachtet werden, könnten dabei als Isolationsfaktoren eine Rolle spielen. Die nahe verwandte Soemmerings Gazelle zeigt eine vergleichbare Divergenz zur Grants Gazelle wie deren Populationen untereinander. Möglicherweise etablieren sich aus einigen Populationen der Grants Gazellen gerade „gute" Arten. [ARCTANDER P, KAT PW, AMAN RA & SIEGISMUND HR (1996) Extreme genetic differences among populations of *Gazella grantii*, Grant's Gazelle, in Kenya. Heredity *76*, 465-475] *JF*

Ist das Meerschweinchen kein Nagetier?

Vor fünf Jahren wurde aufgrund von 15 Proteinsequenzen vermutet, daß die Ordnung Rodentia

(Nagetiere) polyphyletischen Ursprungs sei, und in Frage gestellt, ob das Meerschweinchen überhaupt zu den Nagern gehöre. Mehrere daraufhin durchgeführte Untersuchungen kamen zu widersprüchlichen Ergebnissen. Jetzt wurde die komplette mitochondriale DNA des Meerschweinchens sequenziert und mit der anderer Säuger verglichen. Verschiedene methodische Ansätze zur phylogenetischen Rekonstruktion ergaben stark konsistente Ergebnisse, die der Monophylie der Nager widersprechen. Es wurde der Vorschlag gemacht, eine neue Ordnung einzuführen.

Eine kürzliche Reanalyse derselben Daten mit anderen Methoden kann für die mitochondrialen Sequenzen ebenfalls keine Monophylie der Nagetiere feststellen, bezweifelt jedoch die statistische Signifikanz des Baumes und hält die Befunde für zu schwach, um die Hypothese, daß Nagetiere monophyletischen Ursprungs seien, zu verwerfen. [D'Erchia AM, Gissi C, Pesole G, Saccone C & Árnason Ú (1996) The guinea-pig is not a rodent. Nature *381*, 597-600; Cao Y, Okada N & Hasegawa M (1997) Phylogenetic position of guinea pigs revisited. Mol. Biol. Evol. *14*, 461-464] *JF*

Kreuzungen zwischen Echinodermen (Stachelhäutern) und Mollusken (Weichtieren)

Wissenschaftler vom Centre Océanographique de Rimouski der Universität Quebec führten Kreuzungsexperimente zwischen den Seestern-Arten *Leptasterias polaris* und *Asterias vulgaris,* der Seegurke *Cucumaria frondosa,* dem Seeigel *Strongylocentrotus droebachiensis,* der Venusmuschel *Spisula solidissima* und der Muschel *Mytilus edulis* durch. Die Kreuzungspartner stammen aus verschiedenen Tierklassen bzw. sogar aus verschiedenen Stämmen, sind also taxonomisch sehr weit voneinander entfernt. Die Versuche führten zu folgenden Ergebnissen (Tab. 2):

- Befruchtungen gelangen bei allen Kombinationen.
- bis auf wenige Ausnahmen entwickelten sich die befruchteten Eizellen nur bis maximal zum 64-Zell-Stadium.
- die meisten Embryonen waren nicht lebensfähig und zeigten eine chaotische Zellteilung.
- Ein darüber hinaus gehendes Stadium, das Blastulastadium, wurde beim Kreuzungspaar Seegurke x Seeigel erreicht, allerdings nur in weniger als 1% der Versuche.
- Lediglich beim nah verwandten Kreuzungspaar *Leptasterias polaris* (Spermatozoen) x *Asterias vulgaris* (Oozyten) entwickelten sich Nachkommen, die das Metamorphosestadium erreichten und überschritten. Die Entwicklung verlief ähnlich wie bei innerartlichen Kreuzungen von *A. vulgaris.* Unter natürlichen Bedingungen besteht eine Kreuzungsbarriere zwischen diesen beiden sympatrisch lebenden Arten aufgrund verschiedener Fortpflanzungszeiten. Die beiden Arten gehören derselben Ordnung an.

Eigenschaften der Hybriden wurden nicht beschrieben; die Autoren befassen sich in der Diskussion der Befunde hauptsächlich mit den natürlichen Kreuzungsbarrieren. Natürliche Bastarde sind den Autoren nämlich nur innerhalb von Gattungen von Echinoiden, Asteroiden und Korallen bekannt. Weitergehende Kreuzungen unter natürlichen Bedingungen scheitern an ökologischen Bedingungen und molekularen oder chemischen Strategien, z. B. geben manche Eizellen Stoffe ab, die die Beweglichkeit artverschiedener Spermien herabsetzen.

Die Autoren machen schließlich noch einen Vorbehalt: Zwar könne ein Zusammenhang zwischen den Befruchtungen und dem Eindringen der Spermien durchweg als gesichert gelten, so daß spontane Parthenogenese (Jungfernzeugung) unwahrscheinlich sei, dennoch aber könne nicht ausge-

Tab. 1: Taxonomische Stellung der gekreuzten Arten. St Stamm, Kl Klasse, UKl Unterklasse

St	**Echinodermata (Stachelhäuter)**
Kl	Asteroidea (Seesterne)
	Asterias
	Leptasterias
Kl	Echinoidea (Seeigel)
	Strongylocentrotus
Kl	Holothuroidea (Seegurken)
	Cucumaria
St	**Mollusca (Weichtiere)**
Kl	Bivalvia (Muscheln)
UKl	Pteriomorphia
	Mytilus
UKl	Heterodonta
	Spisula

Tab. 2: Ergebnisse der Kreuzungen der im Text genannten Arten. Die Zahlen stehen für das jeweilige embryonale Stadium, z. B. „2" = 2-Zell-Stadium. (Nach Hamel & Mercier 1994)

	Eizellen					
	Seesterne		Seegurke	Seeigel	Venusmuschel	Muschel
Spermien	*L. polaris*	*A. vulgaris*	*C. frondosa*	*S. droebachiensis*	*S. solidissima*	*M. edulis*
L. polaris	normal	Metamorphose	2	16	3	8
A. vulgaris	2	normal	4	32	4	8
C. frondosa	2	64	normal	Blastula (selten)	2	4
S. droebachiensis	unvollst. 1. Teil.	16	2	normal	unvollst. 1. Teil	8
S. solidissima	unvollst. 1. Teil.	32	2	16	normal	8
M. edulis	–	64	2	2	2	normal

schlossen werden, daß der Eintritt des Spermiums *Auslöser* für Parthenogenese gewesen sei. Das Grundtypkriterium, wonach sich kreuzende Arten zum selben Grundtyp gehören, wenn sichergestellt ist, daß beim sich entwickelnden Mischling das Erbgut beider Eltern ausgeprägt und die maternale Phase der Embryonalentwicklung überschritten wird (SCHERER 1993), kann aus diesem und den oben genannten Gründen nicht als erfüllt gelten.

[HAMEL JF & MERCIER A (1994) Occurrence of interspecific cross-fertilization among echinoderms and mollusks. Invertebrate Reprod. Dev. *26,* 221-228; SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 11-30.] *RJ*

Evolutive oder adaptive Radiation?

In *Studium Integrale Journal 3/1* wurde kurz auf die Formenkreislehre von Otto KLEINSCHMIDT aufmerksam gemacht. Dessen heute weithin vergessene Arbeiten haben unter Zoologen in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts erhebliche Beachtung erlangt. Nach KLEINSCHMIDT werden Arten zu sogenannten Formenkreisen zusammengefaßt, wenn sie auch über größere geographische Distanzen hinweg durch natürliche Kreuzungen verbunden sind. KLEINSCHMIDT hatte die Beobachtung gemacht, daß dagegen Zwillingsarten, die im gleichen Areal vorkommen, oft völlig unverbunden nebeneinander her leben, obwohl sie sich morphologisch viel mehr gleichen als die geographischen Rassen und Arten innerhalb eines Formenkreises.

Hier soll nun ein interessantes Detail nachgetragen werden, das gelegentlich bei Formenkreisen zu beobachten ist. Es zeigt sich nämlich in mehreren Fällen, daß die morphologischen Abwandlungen innerhalb verschiedener Formenkreise einander stark ähneln, ohne daß als Ursache Umwelteinflüsse geltend gemacht werden können. Über eigene Studien schreibt ECK (1988a, S. 62) beispielsweise: „Der Zusammenhang von räumlicher Anordnung und Merkmalsanordnung in Proportionen und Pigmentierung der Nest- und Alterskleider bei den Kohlmeisen (*Parus major*) von *major* i. e. S. bis *bokharensis* wiederholt sich in räumlich anderer Reihung spiegelbildlich so genau bei den fernerstehenden Blau- und Lasurmeisen (*Parus caeruleus* und *P. cyanus*) von *degener* bis *cyanus* i. e. S., daß es so abwegig nicht ist, von Programmierung zu sprechen." Und in einer anderen Arbeit (ECK 1988b, S. 105): „Im «Blaumeisen-Typ» und im «Kohlmeisen-Typ» präsentieren sich nicht nur zwei Meisen-Populationen, die am Ort ihres gemeinsamen Vorkommens durch eine Fortpflanzungsbarriere voneinander isoliert sind und ihren gemeinsamen Ahn Schritt für Schritt hinter sich gelassen haben. Vielmehr hängt an jedem dieser beiden «Typen» eine lange Reihe teils erblich differenzierter, sich jeweils über mehrere Kontinente hin vertretender Formen, ohne daß irgendwo ein Brückenschlag zwischen beiden zu sehen wäre! Es lohnt sich, erst einmal diese *zwei* Gruppen als Ergebnisse getrennter Evolutionsprozesse vergleichend zu betrachten" (Hervorhebung im Original).

ECK (1998b, S. 105) spricht von „Wiederholungserscheinungen im Sinne paralleler Evolution ohne Beteiligung paralleler Adaptation" und von „evolutiver Radiation", die er als Kontrast zur „adaptiven Radiation" verstanden wissen will. Denn in vielen untersuchten Fällen sei die Wahrscheinlichkeit sehr hoch, „daß die Entfaltung der Radiation im wesentlichen genetischer Steuerung unterliegt, d. h. keine Kongruenz zwischen Umbildungsstufen und Umwelteinflüssen zu erkennen ist." Das Phänomen sei damit freilich nur beschrieben, nicht jedoch erklärt. In jedem Fall ist es interessant genug, um den zugrundeliegenden Mechanismen nachzugehen.

[ECK S (1988a) Ist Otto Kleinschmidts Formenkreis-Konzept wieder aktuell? Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn, S. 61-66; ECK S (1988b) Gesichtspunkte zur Art-Systematik der Meisen (Paridae) (Aves). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden *43,* 101-143.] *RJ*

Zweifel an einem berühmten Experiment

1980 veröffentlichten E. J. KOLLAR & C. FISCHER Ergebnisse eines vielbeachteten und oft zitierten Experiments. Durch Transplantationen konnten sie zeigen, daß *Hühner*epithelium (oberflächliche Zellagen) des 1. und 2. embryonalen Visceralbogens, kombiniert mit Mesenchym von *Mäuse*embryonen aus der Region, wo der 1. Backenzahn gebildet wird, die Bildung der Zahnschmelzsubstanz Dentin induzieren kann, manchmal sogar vollständige Zähne. Dazu muß das Hühnerepithelium die Matrixproteine für den Zahnschmelz beisteuern. Außerdem induziert es die Dentinbildung im Mesenchym der Maus. Da Hühner wie alle heutigen Vögel keine Zähne besitzen, schien ein starkes Indiz dafür vorzuliegen, daß die heutigen Vögel von bezahnten Vorfahren abstammen, denn wie sonst sollten sie in der Lage sein, aufgrund von Induktionssignalen eines Fremdorganismus (Maus) Zahnschmelzproteine zu synthetisieren? Die Deutung war naheliegend, daß früher aktive Erbanlagen „stillgelegt" waren und nun durch Induktion wieder aktiviert wurden.

Im Laufe der Zeit mehrten sich jedoch Zweifel. Denn die Möglichkeit einer Kontamination durch Epithelzellen der Maus kann nicht sicher ausgeschlossen werden, wie MARSHALL et al. (1994) herausstellen. Von einer Wiederholung des Experiments ist nichts bekannt. Außerdem spricht ein theoretisches Argument stark gegen die Deutung, „schlafende" Gene seien reaktiviert worden: Aufgrund der Kenntnisse über Mutationen inaktiver Gene besteht keine Chance, daß ein stillgelegtes

Gen 70-80 Millionen Jahre lang reaktivierbar bleibt. Man müßte also annehmen, daß das betreffende Gen in einem anderen Zusammenhang (nicht bei der Produktion von Zahnschmelz) doch gebraucht wird. Damit wäre das Argument der Reaktivierung allerdings ebenfalls hinfällig.

[Kollar EJ & Fisher C (1980) Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis. Science *207*, 993-995; Marshall CR, Raff EC & Raff RA (1994) Dollo's law and the death and resurrection of genes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *91*, 12283-87] *RJ*

Hochspezialisierte Säuger am Beginn der vermuteten Säugetierevolution

Seit 150 Jahren sind isolierte Zähne aus Ablagerungen der Oberen Trias bekannt, die der Familie der Haramiyidae zugeordnet werden. Sie gehören zu den frühesten bekannten fossilen Hinweisen auf Säugetiere. Weil aber die Ausrichtung und Position der Zähne im Ober- oder Unterkiefer nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte, blieb die Beziehung der Haramiyidae zu den anderen Säugetieren unklar, und selbst ihr Status als Säugetier wurde angezweifelt.

Jetzt wurden neben weiteren Zähnen auch Kieferknochen und andere Skelettreste aus Ablagerungen der Oberen Trias Ostgrönlands geborgen. Die postdentalen Unterkieferknochen der Haramiyidae sind relativ groß und werden deshalb als primitiv eingestuft. Das Körperstamm- und Extremitätenskelett besitzt, soweit beurteilbar, Merkmale, die denen der Morganucodontiden (bekannteste frühe Säugetiergruppe) vergleichbar sind. Die Zähne der Haramiyidae sind jedoch einmalig. Durch Kieferschlußbewegungen wurde bei ihnen ein Bohr- und Brecheffekt erzielt, der sich vom Schermechanismus der Morganucodontiden und *Kuehneotherium* sowie vom Mahlmechanismus der Multituberculata unterschied.

Die Haramiyidae weisen mit einem Merkmalsmosaik von primitiven großen postdentalen Knochen und einmaligen hochspezialisierten Zähnen keine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den anderen frühen Säugetieren der Späten Trias auf. Nach Jenkins et al. (1997) erhöht dieser Sachverhalt die Wahrscheinlichkeit einer früheren – möglicherweise in der Mittleren Trias – Diversifikation der frühesten Säugetiere. Unausgesprochen hoffen die Autoren, daß in dieser Zeit Säugetiere gelebt haben, von denen die Haramiyidae plausibel abgeleitet werden können. Andererseits paßt dieser Befund gut in die bisher bekannte Fossilüberlieferung der Säugetiere mit der Existenz zahlreicher Gruppen, die durch deutliche morphologische Lücken getrennt sind. [Jenkins FA Jr, Gatesy SM, Shubin NH & Amaral WW (1997) Nature *385*, 715-718] *MB*

Stammen die Vögel von befiederten Sauriern ab?

Der Fund eines möglicherweise wichtigen Bindeglieds in der postulierten Evolution der Vögel wurde zu Jahresbeginn in kurzen Pressemitteilungen bekanntgegeben. Dabei handelt es sich um ein in China gefundenes Fossil, das den Namen *Sinosauropteryx* erhielt und dessen Alter auf ca. 121-142 Millionen Jahre geschätzt wurde. Es hat große Ähnlichkeit mit dem kleinen Saurier *Compsognathus* aus den Solnhofener Plattenkalken. Besonderes Aufsehen erregen Spuren an der Wirbelsäule und an den Extremitäten, die – folgt man den vorgebrachten Spekulationen – auf eine Befiederung hinweisen könnten. Damit läge ein starkes Indiz für eine evolutionäre Ableitung der Vögel von Dinosauriern vor. Die Funktion der Federn könnte nur in der Wärmeregulation liegen. Zum Fliegen sind sie nicht geeignet. Das würde die evolutionäre Hypothese stärken, daß Federn nicht zum Fliegen „erfunden" wurden.

Allerdings wurde bisher keine exakte Beschreibung dieses Fundes publiziert. Über die Anatomie der mutmaßlichen Federn können damit noch keine konkreten Aussagen gemacht werden. Laut *New Scientist* hat erst ein einziger Wissenschaftler aus der westlichen Welt das Fossil im Original gesehen. Sollten sich die genannten Strukturen tatsächlich als Federn erweisen, so ergäbe sich die etwas paradoxe Situation, daß der ältere *Archaeopteryx*, der bekannte „Urvogel", ein komplettes Federkleid besaß, während das beim jüngeren *Sinosauropteryx* nicht der Fall gewesen wäre. Es bleibt also abzuwarten, was die weitere Auswertung des Fundes erbringt. [Shipman P (1997) Birds do it . . . did Dinosaurs? New Scientist, 1. 2. 1997, S. 30] *FZ*

Herodianische Inschrift auf Massada

Erstmalig wurde in den Resten der Festung Masada am Toten Meer eine Inschrift ihres Erbauers, des biblischen Königs Herodes gefunden. Die Tonscherbe mit der Aufschrift „Herodes der Große, König der Juden (oder von Judäa)" kann auf etwa 19 v. Chr. datiert werden. Ausgräber Ehud Netzer fand die tellergroße Scherbe, die vermutlich einmal Teil einer Weinamphore war, zwischen den Resten zerbrochener Körbe, antiker Eierschalen und Olivenkerne. Der Hohlraum, der offensichtlich als Abfallgrube genutzt war, befindet sich nahe der Synagoge, in der Yadin vor Jahren in einem spektakulären Fund eine Reihe von biblischen und nicht-biblischen Manuskripten (darunter ein Fragment des Buches Ben Sira) gehoben hatte. [Pottery with a pedigree. Herold inscription surfaces at Masada. Biblical Archaeology Review *22* (1996), 6, 27] *UZ*

Wer waren die „Habiru"?

Ein reichlich 20 Zentimeter hoher, mit Keilschrift bedeckter, prismatischer Block wird gegenwärtig von dem renommierten italienischen Altertumsforscher Mirjo SALVINI ausgewertet. Der Block befindet sich in Privatbesitz. Auch wenn die Fundumstände nicht mehr rekonstruierbar sind, scheint die Authentizität des Objektes außer Zweifel zu stehen. Den Block ließ irgendwann in der Mitte des zweiten vorchristlichen Jahrtausends ein König Tunip-Teschup anfertigen. Er war Herrscher über ein geheimnisvolles Königreich Tikunani, nahe der heutigen syrisch-türkischen Grenze zwischen den Flüssen Euphrat und Tigris. Die Inschrift enthält eine Liste mit den Namen von 438 Dienern Tunip-Teschups. Alle werden als „Habiru" identifiziert, eine Bezeichnung, die auch aus anderen antiken Quellen, v.a. den berühmten el-Amarna-Briefen bekannt ist. Etliche Namen sind semitisch, andere hurritisch, wieder andere von unbekanntem Ursprung. SALVINI schlußfolgert daraus, daß „Habiru" keine ethnische Bezeichnung, sondern eher eine Bezeichnung für bestimmte Gruppen etwa von Söldnern oder zivilen Bediensteten oder Freischärlern war. Die Frage ist nicht zuletzt vor dem Hintergrund der immer wieder beschriebenen Ähnlichkeit zwischen den „Habiru" der el-Amarna-Briefe und den biblischen „Ibrim" (Hebräern) zur Zeit Sauls und Davids interessant. Wie die „Habiru" waren auch die „Ibrim" zeitweise Freischärler (vgl. etwa die 600 Mann um David, als er vor Saul fliehen mußte), wie diese traten auch sie zuweilen in den Dienst fremder Herrscher (so David als Vasall des Philisterfürsten von Gat). Verschiedene Forscher nehmen an, daß der Name „Ibrim" erst in späterer Zeit zu einer ethnischen Bezeichnung des Volkes Israel wurde. SALVINI hat eine gründliche Analyse der Namen auf dem Block angekündigt. Die Untersuchung der Personennamen ist besonders wichtig für das Verständnis mancher Namen biblischer Gestalten, wo die Bedeutung noch umstritten ist. [Tunip Tessup of Tikunani. A 3,500-year-old cuneiform inscription from a Syrian kingdom may tell us who the Habiru were. Biblical Archaeology Review *22* (1996), 6, 22] *UZ*

REZENSIONEN

Hans-Jörg Fahr
Universum ohne Urknall.
Kosmologie in der Kontroverse.
Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg Berlin Oxford, 1995.
(159 S., 14 Abb., 4 Farbtafeln, DM 48,–)

Die Kosmologie und die Theorien über den „Anfang" unserer Welt und ihre Struktur im Großen ist in den letzten Jahren verstärkt Gegenstand öffentlicher Diskussionen gewesen. Die neueren Ergebnisse der kosmologischen Forschung haben einige der bislang geltenden Vorstellungen in arge Bedrängnis gebracht oder überholt. Vor einiger Zeit überraschten Wissenschaftler die Öffentlichkeit mit der Vermutung, es habe vielleicht gar keinen Urknall gegeben. Kurze Zeit später hieß es, das Weltall sei jünger als die ältesten Sterne. Dann wiederum schien die Theorie der sogenannten inflationären Expansion des Universums durch die COBE-Ergebnisse in Frage gestellt zu werden.

Die Ursache für diese stürmische Entwicklung ist vor allem die geradezu explosionsartige Verbesserung der astronomischen Beobachtungstechniken während der letzten 15 Jahre. Immer bessere Kameras und Spektrographen an immer größeren Teleskopen in immer größeren Wellenlängenbereichen an immer besseren Standorten (Weltraumteleskope) haben zu einer beispiellosen Flut hochwertiger Messungen geführt. Durch sie wurden der gesamten Astrophysik und insbesondere auch der Kosmologie ganz neue Impulse verliehen und werden sie sicher auch in den nächsten Jahren noch weiter vorantreiben. Die Ergebnisse des COBE-Satelliten (PAILER 1996) sind gerade für die Kosmologen von so essentieller Bedeutung gewesen, daß Nachfolgeprojekte in Vorbereitung sind.

Das Buch von Hans-Jörg FAHR versucht, in dieser für viele Laien unüberschaubaren Situation den Stand der gegenwärtigen Beobachtungen und der Diskussion zu strukturieren und systematisch aufzuarbeiten. Er will dem Leser eine Orientierung vermitteln, die es ihm erlaubt, neue Publikationen besser in den Kontext einzuordnen und zu beurteilen. Er wendet sich deshalb vor allem an physikalisch und astronomisch vorgebildete Leser und setzt grundlegende Kenntnisse voraus. Das Buch wird dieser didaktisch nicht einfachen Vermittlerrolle in

Stud. Int. J. 4 (1997), 94 – 96

ihrem ersten Teil zunächst einmal gerecht. Es geht aber insofern noch weit darüber hinaus, als es nicht nur die kosmologische Theoriebildung in der jüngeren Vergangenheit kritisch beleuchtet, sondern auch auf der persönlichen Überzeugung des Autors beruhende Interpretationen kosmologischer Messungen liefert. Das Buch illustriert deshalb das Dilemma, dem sich die Kosmologen schon immer gegenüber sahen: zu wenige Meßdaten und zu viele nicht entscheidbare Hypothesen. In diesen Sinne ist das Buch auch stark persönlich gefärbt, muß es wohl auch sein. Die vielen Dispute in der Kosmologie, man nehme nur den Wert der Hubble-Konstanten, fordern das persönliche Bekenntnis. Das in profunder Sachkenntnis verfaßte Buch des Autors, Professor für Physik und Astrophysik an der Universität Bonn, bleibt aber dennoch frei von Polemik gegen „abseitige" Modelle, will sie ja gerade in offener Unvoreingenommenheit diskutieren und nicht durch vorschnelle Antworten verdrängen. In diesem Prozeß verdeutlicht das Buch dem Leser vor allem zweierlei: die Vorläufigkeit der aktuellen kosmologischen Theorien und die Spannung der fortschreitenden Erkenntnis. H.-J. Fahr will eben nicht die oftmals „einfachen Wahrheiten" der populärwissenschaftlichen Art präsentieren, sondern die Komplexität der Wirklichkeit, die den Kosmologen manchmal ratlos stehen läßt und Revision und Umdenken fordert.

Das Buch beginnt deshalb mit einem Blick auf die grundsätzlichen Schwierigkeiten, die Wissenschaftler überwinden müssen, bevor sie aus den von der Erde aus meßbaren „lokalen" Eigenschaften des Kosmos auf seine Gesamtstruktur schließen. Der Anspruch auf Allgemeingültigkeit, den jede kosmologische Theorie naturgemäß in sich birgt, ist nicht selbstverständlich aus Messungen abzuleiten, die nur einzelne „Zeichen" sein können, sondern beruht vielmehr auf grundlegenden Annahmen über die Struktur des Kosmos. Es handelt sich also darum, einen Konsens im Blick auf die allgemeinsten Eigenschaften des Kosmos zu finden. Dies leistete bislang das sogenannte „kosmologische Prinzip" in seinen verschiedenen Versionen. Es kommt geradezu der Erschaffung eines wissenschaftlichen Universums gleich, wenn der Autor fragt, „wie denn eigentlich ein Kosmos beschaffen sein müßte, dessen an uns gegebene Zeichen wir als Indizien für das Ganze nehmen dürften." Im folgenden wird dann eindrücklich beschrieben, wie auf Grund dieser Vorentscheidung von der Wissenschaft fast ausschließlich Universen modelliert wurden und noch werden, die diesem Kriterium genügen. Diese Art des Vorgehens ist legitim, solange man nicht vergißt, daß ein auf diese Weise konstruiertes Universum nicht notwendigerweise die Wirklichkeit des Kosmos beschreibt, sondern wahrscheinlich eher die Realität des Menschen, der einsam dem Kosmos gegenübersteht und ihn zu denken versucht.

Mit dieser Vorsicht gewappnet beginnt der Autor in den folgenden Kapiteln, die für die Kosmologen wichtigen Beobachtungen darzustellen und zu erläutern. Als erstes zielt er auf die beobachtbaren Grenzen des Weltalls und erläutert in diesem Zusammenhang die Nachtdunkelheit des Himmels sowie die 3K-Hintergrundstrahlung in ihren gängigen Interpretationen. Die großräumige Materieverteilung innerhalb dieser Beobachtungsgrenzen wurde bislang generell als gleichförmig angenommen, entsprechend dem Homogenitätsprinzip als Teil des kosmologischen Prinzips. Neuere Beobachtungen zeigen nun immer deutlicher, daß die Materieverteilung eben nicht homogen verläuft, sondern vielmehr einer hierarchischen Struktur entspricht. Diese Einsicht zwingt den Autor letztlich zur Aufgabe des Homogenitätsprinzips (S. 26), obwohl er mögliche Auswege diskutiert.

Das Buch illustriert das Dilemma dem sich die Kosmologen schon immer gegenüber sahen: zu wenige Meßdaten und viele nicht entscheidbare Hypothesen.

Die Kenntnis der Materiedichte hängt vor allem an der genauen Bestimmung der Entfernungen im Weltall ab. Deshalb wird dem Leser auf den folgenden Seiten ein aktueller Überblick über die Methoden der astronomischen Entfernungsbestimmung geboten. Dazu gehört insbesondere eine genaue Analyse der Rotverschiebung, die auf kosmischen Skalen als Entfernungsindikator benutzt wird. Es stellt sich heraus, daß die Rotverschiebung im Rahmen der gängigen kosmologischen Modelle keine Entfernungen mißt, sondern vielmehr die Expansionsdynamik und -geschichte des Weltalls aufzeigt (S. 50). Nur in einem gleichmäßig expandierenden Universum wäre die Rotverschiebung auch als Entfernungsindikator geeignet. Über die Expansionsdynamik des Weltalls wissen wir aber fast nichts. Damit sind aber an das kosmologische Prinzip große Fragezeichen gemalt, und es kann nur dann aufrechterhalten werden, „wenn wir . . . ganz neuartige Wege der Deutung, insbesondere einer Deutung der Rotverschiebung, beschreiten". Die anschließende Darstellung von alternativen Deutungen der Rotverschiebung schließt alle gängigen Ideen ein, aber hier ist nicht der Raum, näher darauf einzugehen. Die Vorliebe des Autors für bestimmte alternative Deutungen ist aber deutlich zu spüren und an diesen Stellen gibt er seine bislang durchgehaltene Vermittlerrolle auf. Die kritische Würdigung bleibt für den Rest des Buches aus, und er läßt den Leser dort etwas hilflos zurück.

Wenn man sich alternativen Deutungen der Rotverschiebung öffnet, ergeben sich daraus natürlich

völlig neue Perspektiven für die Konstruktion kosmologischer Modelle. Es gibt eine ganze Reihe international renommierter Astronomen, die kosmologische Theorien vertreten, die mit der gängigen Urknall-Hypothese nichts gemein haben. Dazugehören zum Beispiel das Steady-State-Modell von HOYLE, BONDI und GOLD und die Mini-Bangs von ARP. Die Darstellung der wesentlichsten Gedanken ist knapp, aber noch verständlich. Im Anschluß daran versucht H.-J. FAHR aber, die Gedanken weiterzuspinnen und viele einzelne Erscheinungen in den gemeinsamen Kontext einer alternativen Kosmologie zu stellen. Hier stellt das Buch seine höchsten Ansprüche an die Vorstellungskraft des Lesers, und es ist fraglich, ob ihm noch viele folgen können. Exotische Begriffe purzeln nur so in den Text: *Polarisierung des Vakuums, Higgsfeldtheorie* und *monodirektionale Raumzeitfluktuationen* mögen als Beispiele genügen. Hier muß der Leser sich hindurchackern. Wenn er gegen Ende des Kapitels zwischen den Furchen wieder auftaucht, ist ihm ein neues kosmologisches Modell präsentiert worden. Es ist ein modifiziertes Steady-State-Modell und geht davon aus, daß es im Kosmos überhaupt keine wesentliche zeitliche Evolution gibt. Es gibt kein universelles Entropiewachstum und deshalb auch keinen universellen Entropieverschleiß. Es gilt vielmehr: „Das kosmische Geschehen auf allen Raumskalen ist in zyklischen Prozeßabläufen mit dazu passenden und typischen Zeitperioden in sich geschlossen . . .". Es ist „. . . ein Bild ewiger Gestaltenwandlung oder Substanzvermehrung durch Substanzvernichtung". Es ist ein Modell ohne Anfang und Ende.

In einem solchen Modell muß natürlich auch die 3K-Hintergrundstrahlung eine andere Deutung erfahren, denn sie wird gewöhnlich als das Echo des Urknalls interpretiert. Die Darstellung der 3K-Strahlung, der gängigen Interpretation sowie der Diskussion der bedeutsamen Ergebnisse des amerikanischen COBE-Satelliten bringt FAHR deshalb auch in aller Deutlichkeit, bevor er einige alternative Erklärungen beschreibt, die in neuerer Zeit diskutiert werden und die ihm am Herzen liegen. Ihre Diskussion zielt dabei vor allem auf mögliche Messungen, mit denen zwischen den verschiedenen Alternativen entschieden werden kann. FAHR nennt drei wesentliche Tests, die den ursächlichen Zusammenhang zwischen 3K-Hintergrundstrahlung und kosmischem Expansionsmodell bestätigen können:

- In den von COBE und Nachfolgern identifizierten Gebieten leicht erhöhter Hintergrundtemperatur sollte das Element Helium häufiger vorkommen.
- Sobald die Temperatur im Kosmos infolge der Expansion genügend gefallen war, rekombinierten die meisten Ionen zu atomarem Wasserstoff. Das rotverschobene Echo dieser Rekombinationsstrahlung sollte auch heute noch nachweisbar sein.
- Heißes intergalaktisches Gas zum Beispiel in Galaxienhaufen sollte die Temperatur der Hintergrundstrahlung in diesem Raumbereich geringfügig erhöhen (Sunyaev-Zel'dovich Effekt).

Die technischen Voraussetzungen für die Durchführung dieser Messungen werden in näherer Zukunft wahrscheinlich zur Verfügung stehen, so daß man gespannt sein darf.

Eine abschließende persönliche Bewertung des Buches ist nicht einfach. Das letzte Kapitel versucht eine Korrespondenz zwischen den großen Linien der vorgestellten Kosmologie und Grundgedanken aus der Philosophiegeschichte zu ziehen. Es bündelt nochmals das Denkgebäude und die Weltsicht des Autors in Richtung auf ein Universum, „in dem Werden und Vergehen das Gleiche sind, und in dem sich kein Alter und Siechtum einschleichen kann". Die Unausweichlichkeit dieses Gedankenganges, der nach biblischem Kontext eine schon fast himmlisch diesseitige Perspektive aufzeigt, vermag ich nicht nachzuvollziehen. Mehr noch als den Stand unseres augenblicklichen Wissens über den Kosmos reflektiert das Buch die Tatsache, daß Kosmologie auch eine Sache der eigenen Empfindung und des Herzens ist und wohl noch eine Weile bleiben wird. Wer beides im Blick behält, wird das Buch mit großem Gewinn lesen.

Alfred Krabbe

Literatur

PAILER N (1996) Geheimnisvolles Weltall. Neuhausen.

Michael Brandt

Gehirn und Sprache

Fossile Zeugnisse zum Ursprung des Menschen

Pascal-Verlag Berlin, 1992. 93 S.; 35 Abb.; 10 Tab.
Format 16,5 x 24;

ISBN 3-927390-08-9, Bestell-Nr.: 899.808,
DM 18,– / sfr 19,–

Australopithecus, Homo habilis und *Homo erectus* werden als die wichtigsten Zwischenstufen in der Entwicklung zum modernen Menschen betrachtet. Die Zusammenschau der vorliegenden Ergebnisse zeigt, daß entgegen der verbreiteten Sichtweise der Evolution des Menschen als kontinuierlichem Entwicklungsprozeß die vorliegenden Daten eher ein diskontinuierliches Bild ergeben. Unumstrittene Übergangsglieder, die eine allmähliche Umwandlung eines menschenaffenähnlichen Gehirns in ein menschliches Gehirn belegen, wurden bisher nicht beschrieben.

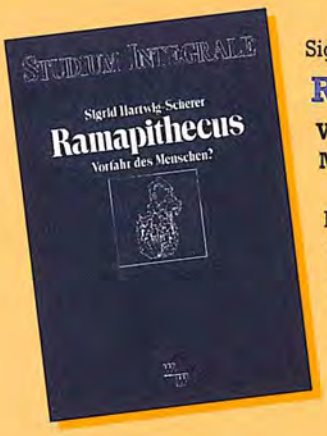
Aus dem Inhalt:
Teil 1: Schädelinnenausgüsse fossiler Hominiden – Endocranialausgüsse – Zeugnisse vergangener Lebensformen – Schädelinnenausgußanalyse: Gehirnvolumen, Gehirnstruktur – Diskussion von Hirnsulcusmustern einiger fossiler Hominiden – Chancen und Grenzen der Paläneurologie für die Zuordnung fossiler Formen
Teil 2: Fossilien, Steinwerkzeuge und der Ursprung der menschlichen Sprache – Der Neandertaler als „connecting link" in der Sprachevolution? – Händigkeit, Hemisphärenlateralisation und Sprache – Kognitive Fähigkeiten und Werkzeugherstellung – Konnte die Hand von *Australopithecus* Werkzeuge herstellen?

Siegfried Scherer (Hg.)

Typen des Lebens

Pascal-Verlag, 1993,
257 Seiten, 88 Abb.,
zahlreiche Tab.,
Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 899.812,
ISBN 3-927390-12-7,
DM 34,95/ sfr 36,50

Über die Abgrenzung von taxonomischen Kategorien wie Art, Gattung und Familie konnte bis heute keine Einigkeit erzielt werden.
Die Autoren von Typen des Lebens machen auf die bisher wenig beachtete Möglichkeit aufmerksam, Verwandtschaftskreise experimentell überprüfbar durch zwischenartliche Kreuzungen zu charakterisieren. Die darauf aufbauende, genetisch begründete Grundtyp-Kategorie ist der Spezies-Kategorie übergeordnet und liegt bei den bisher untersuchten Organismen aus dem Tier- und Pflanzenreich zwischen Gattung und Familie. Grundtypen repräsentieren klar voneinander abgegrenzte Gruppen.
Artbegriffen liegt gewöhnlich die Annahme zugrunde, daß Artbildung mit *Höherentwicklung* korreliert sei. Im Gegensatz dazu werden die Merkmalsverteilungen innerhalb der Artenfächer einzelner Grundtypen im Rahmen der Hypothese *genetisch polyvalenter* Stammformen gedeutet, aus denen durch Artbildungsprozesse genetisch weniger flexible Nachkommen entstanden sind.



Sigrid Hartwig-Scherer

Ramapithecus

Vorfahr des Menschen?

Pascal-Verlag Berlin, 1989,
63 Seiten, 20 Abbildungen, 8 Tabellen,
Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 79.751,
ISBN 3-927390-00-3,
DM 18,– /sfr 19,–

Die Arbeit zeichnet unter umfassender Berücksichtigung auch der neuesten Literatur die bisweilen verschlungenen Pfade nach, auf denen sich die Meinungen der Paläanthropologen bezüglich *Ramapithecus* und verwandter fossiler Formen in den letzten fünf Jahrzehnten bewegten: Ein faszinierendes Kapitel paläanthropologischer Forschung wird vor dem Leser ausgebreitet.

Ramapithecus, einst erster Hominide und damit früher Vorfahr des Menschen, entpuppt sich heute eher als Verwandter des asiatischen Menschenaffen Orang-Utan. Die Faktoren, welche für einen derart gravierenden Deutungswandel verantwortlich sein könnten, sind nicht nur für den Anthropologen interessant, illustrieren sie doch die grundsätzliche Abhängigkeit aller Fossildeutungen von den jeweils aktuellen evolutionstheoretischen Rahmenvorstellungen.

Aus dem Inhalt:
Geschichtlicher Überblick – Kritische Anfragen an verschiedene Rekonstruktionsversuche – Probleme der Merkmalswertung und Klassifikation – Einflüsse der Molekularbiologie – Neufunde aus der Türkei und Pakistan – Mögliche Verwandtschaft zum Orang Utan – Die chinesischen Fossilien aus Lufeng – Anhang mit Kurzbeschreibung der wichtigsten Funde und ausführlichem Glossar

Erhältlich im Buchhandel oder bei
SG Wort & Wissen • Rosenbergweg 29 • 72270 Baiersbronn
Telefon (0 74 42) 8 10 06 • Fax 8 10 08

INTEGRALE-LITERATUR

ISSN 0948-6135